Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen.

Von

Hugo Gross-Königsberg i. Pr.

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

In einer Reihe von Arbeiten[1]) sind in neuester Zeit die theoretisch wichtigen Centrospermen-Familien eingehend untersucht worden, so daß eine sichere Basis für die Ermittelung der phylogenetischen Beziehungen dieser Reihe gewonnen wurde und innerhalb derselben diese Verhältnisse zum mindesten in den Hauptzügen als geklärt zu betrachten sind.

Daher ist es an der Zeit, zu untersuchen, in welchen Beziehungen die Centrospermen zu anderen Reihen und Familien stehen, in deren systematischen Charakteren sich ± deutliche Berührungspunkte mit den Centrospermen nachweisen lassen, die eine Verwandtschaft mit dieser Reihe oder eine Zugehörigkeit zu ihr vermuten lassen.

Die Zahl der Familien, für die man eine Verwandtschaft mit den Centrospermen angenommen hat, ist eine relativ große. Außer den *Urticales*, Frankeniaceen, Tamaricaceen, Plumbaginaceen, Crassulaceen sind es besonders die Polygonaceen gewesen, die man wohl am häufigsten in Beziehungen zu den Centrospermen gesetzt hat.

Agardh[2]) nimmt eine nahe Verwandtschaft der Polygonaceen mit den Paronychieen, Sclerantheen u. a. an. Vor ihm spricht sich Endlicher[3]) für

1) H. Walter, Die Diagramme der Phytolaccaceen. Diss. Halle 1906. (Engler, Bot. Jahrb. 37; 4.)
H. Lüders, Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Diss. Erlangen 1907. (Engler, Bot. Jahrb. 40, Beiblatt 91.)
E. Franz, Beitr. zur Kenntn. der Portulaccaceen und Basellaceen. Diss. Halle 1908.
K. Müller, Beitr. zur Systematik der Aizoaceen. Diss. Halle 1908.
H. Fiedler, Beitr. z. Kenntnis der Nyctaginiaceen. Diss. Halle 1910.

2) Agardh, Theoria Syst. Pl. 1858, p. 349.

3) Endlicher, Enchiridion Bot. 1841, p. 188. Genera Pl. (1836—40) pag. 305.

eine sehr nahe Verwandtschaft mit den Nyctaginiaceen, Chenopodiaceen und Amarantaceen aus, nachdem schon A. Jussieu[1]) eine solche mit seinen *Atriplices* (= Phytolaccaceen, Chenopodiaceen, Basellaceen, Salvadoraceen) für wahrscheinlich gehalten hatte. Lindley[2]) stellte die Polygonaceen zu den *Silenales* zwischen die Illecebraceen und Caryophyllaceen. Bentham und Hooker[3]) stellen sie zu den *Curvembryeae* (= Centrospermen), das Gleiche tun Eichler[4]), Luerssen[5]), Hallier[6]).

Die meisten neueren Autoren, insbesondere Engler[7]), Frank[8]), Ascherson[9]), Wettstein[10]) trennen aber die Polygonaceen von den Centrospermen.

Mit Rücksicht auf die Verschiedenheit der Ansichten bei den genannten Autoren erschien es empfehlenswert, die Polygonaceen einer genauen Bearbeitung zu unterziehen, womit mich Herr Prof. Dr. Mez beauftragte.

Bisher hat man sich bei der Untersuchung über die systematische Stellung der Polygonaceen fast nur auf Ähnlichkeiten im Habitus, der Plazentation, der Samenbeschaffenheit, der Form und Lage des Embryos leiten lassen und daher die Polygonaceen zu den Centrospermen gestellt; für die Autoren, die dieses nicht getan haben, ist viel weniger eine Gesamtheit wohl definierter Gründe als vielmehr ein feines systematisches Gefühl maßgebend gewesen.

Zu einem sicheren Resultate gelangt man bei diesen Untersuchungen aber nur unter Berücksichtigung des Blütenbaues sowie der phylogenetischen Entwicklung dieses Bauplanes.

Hiervon ausgehend, kann ich mich nur der Auffassung von Mez anschließen, der auch Fiedler[11]) Ausdruck gegeben hat, daß eine Zurechnung der Polygonaceen zu den Centrospermen nicht statthaft ist, denn die Polygonaceenblüte ist 5-kreisig, die typische Centrospermenblüte dagegen 4-kreisig; auch sprechen für diese Entscheidung, wie gezeigt werden wird, Gründe, die sich aus der Entwicklung des Blütenbauplanes ergeben.

Sind soweit engere verwandtschaftliche Beziehungen der Polygonaceen

---

1) Jussieu, (A. L.), Genera Pl. (1789) p. 83.
2) Lindley, Veget. Kingd. (1853) p. 495, 502—504.
3) Bentham et Hooker, Genera Pl. III, 1 (1880) p. IV und 88—105.
4) Eichler, Blütendiagramme II (1878) p. 71.
5) Luerssen, Handb. der syst. Bot. II (1882) p. 532—542.
6) Hallier, Über die Verwandtschaft der Tubifloren und Ebenalen usw. Abh. Natw. Ver. Hamburg XVI, 2 (1901) p. 78—82, 97—100.
——, Neue Schlaglichter auf d. nat. Syst. d. Dikot. Gera (1905) p. 8.
7) Engler, in Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam. Nachtr. (1897) p. 346; Syllabus (1909) p. 125—126.
8) Frank, Lehrb. d. Bot. II, 1893, p. 360.
9) Ascherson, Fl. Nordostd. Flachl. 1898—1899, p. 266.
10) v. Wettstein, Handbuch syst. Bot. II (1911) p. 518.
11) Fiedler, l. c. p. 601—602.

zu den Centrospermen zu verneinen, so erwächst die Aufgabe, für die genannte Familie einen Anschluß im System zu suchen. Dieser dürfte nach meinen Ergebnissen bei den Ranales in der Nähe der Lactoridaceen und Menispermaceen möglich sein.

Diese phylogenetischen Untersuchungen nötigen, manche in ihrer systematischen Stellung unsichere Familien bzw. Reihen wie Piperaceen, Aristolochiaceen, Urticaceen zu berücksichtigen und bieten mehr oder weniger die Aussicht, die phylogenetischen Beziehungen auch jener Familien wenigstens etwas zu klären.

Haben die Polygonaceen schon in phylogenetisch-systematischer Hinsicht ein hohes Interesse, so gilt dieses ebenso von ihren morphologischen Charakteren.

Bekanntlich sind die Polygonaceen durch das einfächerige, trikarpellate Ovar mit basalem, fast stets orthotropem Ovulum gekennzeichnet. Ein solches basales Ovulum in einfächerigem Ovar kommt nur relativ selten im Pflanzenreiche vor (Piperaceen, Juglandaceen, Julianiaceen, *Balanopsidales*, einzelnen Moraceen und Urticaceen wenigstens annähernd, Plumbaginaceen, Paronychieen (z. T.), so daß sich die Frage aufwirft, ob verwandtschaftliche Beziehungen der Polygonaceen mit den genannten Familien anzunehmen sind, was für einen Teil derselben zu verneinen sein wird.

Ferner ist bekannt, daß ein Teil der Polygonaceengattungen trimere, ein anderer »pentamere« Blüten besitzt. Ein solches Verhalten ist, da der trimere Bau sonst im allgemeinen recht fest gefügt erscheint, im Pflanzenreiche, speziell in einer Familie von so streng geschlossenem systematischen Charakter, etwas durchaus Ungewöhnliches, so daß eine Untersuchung dieses Verhaltens manches Interessante und für die Kenntnis der phylogenetischen Entwicklung der Blütenbaupläne Wichtige zu ergeben versprach. Auch hier läßt sich wie bei vielen Centrospermen nachweisen, daß nicht zyklischer und azyklischer Bau in derselben Familie vorliegt, wie Eichler[1]) und Dammer[2]) annehmen; vielmehr leitet sich die »pentamere« Blüte der Polygoneen von der trimeren der Rumiceen und Eriogoneen durch Abort eines Tepalums ab, ist also nicht azyklisch.

Weiter ist der größte Teil der Polygonaceen durch den Besitz einer Ochrea ausgezeichnet, eines Organs, über dessen Dignität die Ansichten noch immer verschieden sind. Eine Untersuchung über die Natur der Ochrea führt notwendig zur Stellungnahme zu der Frage, in welchen (phylogenetischen) Beziehungen die Nebenblattgebilde überhaupt zu einander stehen. Ich kann diese Frage mit geringen Abweichungen nur im Sinne Glücks[3]) dahin beantworten, daß alle Nebenblattgebilde von Lateralstipeln abzuleiten

1) Eichler, Blütendiagramme II. p. 73—74.
2) Dammer, *Polygonaceae* in Engler-Prantl. Nat. Pfl.-Fam. III. 1. p. 1 ff.
3) H. Glück, Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.

sind, daß speziell ein prinzipieller Unterschied zwischen Stipula und Ligula absolut nicht besteht.

Die Morphologie der Polygonaceen bietet ferner hinsichtlich der Inflorescenzen viel Interessantes und z. T. noch nicht vollkommen Geklärtes; es kann wohl behauptet werden, daß bei keiner Gruppe im Pflanzenreich eine so große Mannigfaltigkeit im Aufbau der Inflorescenzen herrscht wie bei den Eriogonoideen unter den Polygonaceen.

Aus allem ergibt sich, daß die Polygonaceen nicht nur in systematischer, sondern auch in morphologischer Hinsicht von größtem Interesse sind. Umso lieber übernahm ich daher die Bearbeitung dieser Familie, die mir, wie ich besonders hervorheben will, mit Rücksicht auf ihren Umfang (ca. 800 Spezies), nur durch das weitgehende Entgegenkommen der Direktoren des Kgl. Botanischen Museums Dahlem ermöglicht wurde; es sei mir daher gestattet, hierfür an dieser Stelle auch den Herren Geh. Oberregierungsrat Prof. Dr. Engler und Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Urban meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

I. Abschnitt.

Morphologie der Polygonaceen.

A. Diagrammatische Verhältnisse.

1. Die Diagramme der Polygonaceen im allgemeinen.

Die Blüte der Polygonaceen[1]) weist im normalen Falle 2 Kreise von Perianthblättern auf, die am Grunde ± zu einem Rezeptakulum verwachsen sind, 2 Staminalkreise und 1 Karpellkreis. Es herrschen zwei Haupttypen von Diagrammen vor: das trimere und das im Perianth 5-zählige, im Andröceum (scheinbar 5 + 3-zählige) und Gynöceum trimere Diagramm.

Bei der trimeren Blüte ist ein Tepalum des äußeren Kreises nach der Abstammungsachse gerichtet, zwei liegen transversal nach vorne zu; mit den 3 Tepalen des äußeren Kreises alternieren 3 Tepalen des inneren Kreises, darauf folgen, in regelmäßiger Alternation sich anschließend, 2 Staminalkreise und 1 gleichfalls trimerer Karpellkreis. Die 3 Karpellblätter schließen sich zu einem einfächerigen Ovar, in dem auf einem gewöhnlich ± kurzen und dicken Funikulus ein terminales orthotropes Ovulum mit zwei Integumenten steht.

Die 5-zählige Blüte unterscheidet sich vom vorigen Typus nur im Perianth, dessen Blätter nach $^2/_5$ angeordnet sind, womit aber nicht gesagt sein soll, daß die Anordnung wirklich eine spiralige ist, wie Dammer[2]) be-

---

1) Eichler, Blütendiagramme II (1878) p. 71—74.

2) Dammer, *Polygonaceae* in Engler-Prantl. Nat. Pfl.-Fam. III, 1, p. 1 und 5, 6. (1892).

hauptet hat: vielmehr ergibt sich aus dem folgenden, daß auch in diesem Falle 2 Perianthquirle vorliegen, die Blüte also rein zyklisch ist. Durch Reduktionen im Perianth wie in den Sexualorganen, ferner, wie lange bekannt ist[1]), durch Dédoublement im Andröceum kommen nun mannigfache Abänderungen vor, die im folgenden bei der speziellen Behandlung der Diagramme anzugeben sind.

2. Die diagrammatischen Verhältnisse im besonderen.

a. Eriogonoideae.

α. Eriogoneae.

In der ganzen Unterfamilie *Eriogonoideae* herrscht durchaus das trimere Diagramm, das besonders in der Gruppe *Eriogoneae* außerordentlich konstant ist. Daraus, daß das Protagma[2]) mehrzählig und quirlig ist und in der Inflorescenz terminalwärts bis auf die 3-, seltener 2-Zahl reduziert wird, läßt sich, wie bei Behandlung der Inflorescenzen gezeigt werden wird, schließen, daß zu einer Blüte 3 (bzw. 2) Vorblätter gehören, wenigstens berechtigen zu dieser Annahme die Befunde an Inflorescenzen mit 2-zähligem und gegenständigem Protagma; sicher feststellen lassen sich diese Verhältnisse bei den Eriogoneen nicht, da die Blüten gewöhnlich in sehr großer Zahl im Involukrum zusammengedrängt stehen und mit einer Verminderung ihrer Zahl auch eine Reduktion der Vorblätter (bracteolae der Autoren) verbunden ist, so daß sie schließlich im Involukrum von *Centrostegia* und *Chorizanthe* ganz fehlen.

Bei *Eriogonum* (vgl. Abb. 1) sind die beiden Perianthkreise deutlich geschieden; die Stamina stehen in sehr vielen Fällen anscheinend in einem

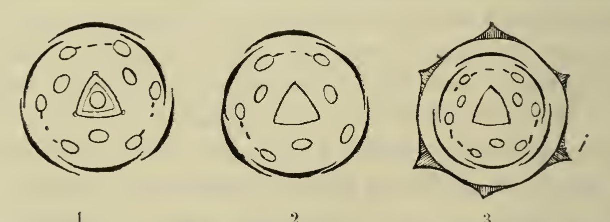


Abb. 1. Diagramme von: 1. *Eriogonum* (Typus); 2. *E. ciliatum* Torr. (Einzelfall); 3. *Chorizanthe virgata* Bth. (i = Involukrum).

Kreise (z. B. *E. niveum* Dougl., *E. heracleoides* Nutt., *E. sphaerocephalum* Dougl. usw.) und zwar bei Blüten mit tiefgeteiltem Perianth; daß aber stets zwei Kreise anzunehmen sind, ergibt schon ein Vergleich mit Blüten anderer

---

1) Eichler, Blütendiagramme II, l. c., Payer, Traité d'Organogénie de la fleur p. 289 ff.

2) Radlkofer, Gliederung der Sapindaceen. Sitzungsber. Bayr. Ak. Math.-phys. Kl. XX. (1890) p. 179—181.

Spezies, bei denen das Perianth weniger tief geteilt ist und deutlich zwei Staminalkreise zu unterscheiden sind (z. B. *E. ciliatum* Torr.).

Dasselbe Diagramm gilt auch für die Gattungen *Pterogonum* H. Gross[1], *Oxytheca* Nutt., *Centrostegia* Gray und *Chorizanthe* R. Br.; es stimmt ganz und gar mit dem von *Rheum* überein, bei dem Payer[2]) entwicklungsgeschichtlich Dédoublement im äußeren Staminalkreis nachgewiesen hat, während der innere einfach bleibt; das Gleiche gilt daher auch für die genannten 4 Gattungen der Eriogoneen, zumal bei *Pterostegia* und *Harfordia*, also Gattungen derselben Unterfamilie, im äußeren Staminalkreis nur 3 Stamina auftreten. Bei *Centrostegia* und *Chorizanthe* (Fig. 3) sind die Perianthkreise ± undeutlich geschieden, was dadurch bedingt ist, daß die Tepalen ziemlich hoch hinauf verwachsen.

β. Hollisterieae.

Zu jeder Blüte gehören 2 oder 3 Vorblätter, die je einen Achselsproß hervorbringen, wobei jedoch zu bemerken ist, daß terminalwärts Verarmung der Inflorescenz eintritt, indem in 1 oder 2 Vorblattachseln die Sprosse reduziert werden. Involucra fehlen.

αα. Hollisteriinae.

Das Diagramm von *Hollisteria lanata* Wats. stimmt im Grundplane mit dem von *Eriogonum* überein, doch treten gelegentlich verschiedene Modifikationen durch Abort usw. in den Perianth- und Staminalkreisen auf. Die Zahl der Stamina beträgt im äußeren Kreise gewöhnlich 6, doch gelegentlich auch nur 3 (Fig. 5), ein sicherer Beweis dafür, daß im ersten Falle Dédoublement vorliegt. Sehr selten abortiert ein Tepalum des äußeren Kreises, in welchem Falle dann, wenn der äußere Staminalkreis verdoppelt ist, das Dédoublement des dem abortierten Tepalum opponierten Staubgefäßes unterbleibt (Fig. 6), während bei einfachem äußeren Staminalkreise das betreffende Staubgefäß ebenfalls abortiert (Fig. 7). Dieses Beispiel, dem sich später noch weitere anreihen werden, zeigt, daß aus dem trimeren Diagramm das »fünfzählige« Polygonaceen-Diagramm entsteht, wie das später noch genauer ausgeführt werden soll.

---

1) *Pterogonum* H. Gross nov. gen. *Eriogonearum*. Involucrum pluriflorum, gamophyllum, ± campanulatum, 5-dentatum. Perigonium profunde 6-partitum, tepalis ternis in 2 cyclis dispositis. Stamina 9. Ovarium trigonum, 1-loculare, ovulo unico basilari orthotropo, stylis 3 capitato-stigmatosis. Achaenium maturum perigonio longius, trialatum. — Herbae perennes *Eriogonis* simillimae, indumento subsericeo. Folia radicalia, caulina pauca, alterna. Rami floriferi apice caulis in di- usque pleiochasium conferti nonnumquam etiam racemosi. Embryo fere rectus v. subexcentricus, cotyledonibus sat amplis.

Species adhuc certae: *Pterogonum alatum* (Torr. sub Eriogono) Gross, *P. atrorubens* (Engelm. sub. *Eriogono*) Gross, *P. hieracifolium* (Bth. sub. *Eriogono*) Gross.

2) Payer, Organogénie p. 291.

Phyllogonum luteolum Coville, eine kalifornische Spezies, die ich noch nicht habe untersuchen können, stimmt nach der Originalbeschreibung und -abbildung [1]) im Diagramm mit *Hollisteria lanata* Wats. (Fig. 4) überein.

Bei *Nemacaulis Nuttallii* Bth. (Fig. 8) ist der äußere Staminalkreis einfach, der innere abortiert; jedenfalls unter dem Einfluß des Ovars findet eine geringe Verschiebung der 3 Stamina nach den Stellen zu statt, wo sonst die Stamina des inneren Kreises stehen. Gewöhnlich findet das Umgekehrte

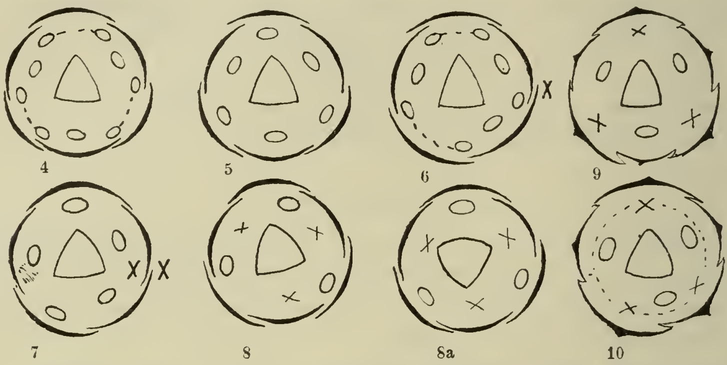


Abb. 2. Diagramme von: Fig. 4—7. *Hollisteria* (5—7 Einzelfälle); 8, 8a. *Nemacaulis*; 9—10. *Lastarriaea*.

statt, indem das Ovar unter dem Einfluß der Stamina so angelegt wird, daß die Karpellblätter mit den 3 Staubgefäßen (des äußeren Kreises) alternieren! (Fig. 8a.)

Bei *Lastarriaea chilensis* Remy (Fig. 9—11) abortieren sämtliche Stamina des äußeren Kreises; nicht selten ist die Zahl der Tepalen bis auf 4 reduziert. Da die Tepalen des involucrumartigen Perianths recht hoch verwachsen sind, sind die Perianthkreise ganz undeutlich geschieden; daß 2 vorhanden sind, ergibt sich daraus, daß mit 3 stärkeren und längeren Tepalen (im Falle 9) 3 schwächere abwechseln, sowie aus einem Vergleich mit den verwandten Arten. Die Stamina sind dicht unter der Verwachsungsstelle der Tepalen inseriert.

ββ. **Harfordiinae.**

Das typische Diagramm in dieser Gruppe ist das von *Pterostegia drymarioides* Fisch. et Mey. mit einfachem äußeren Staminalkreise (Fig. 12). In sehr seltenen Fällen ist der äußere Kreis abortiert (Fig. 13), oder es abortiert ein Tepalum des äußeren Perianthkreises und mit ihm das opponierte Staubgefäß (Fig. 14).

Harfordia (Fig. 12a) unterscheidet sich durch dédoublierten äußeren Staminalkreis und durch Diklinie; in den ♀ Blüten sind deutliche Staminalrudimente nachweisbar.

1) Coville in Botany Death Valley Exped. in Contrib. U. S. A. Nat. Herb. IV. (1893) p. 190, tab. 21.

Zusammenfassung.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß bei den Eriogonoideen hinsichtlich des Blütenbaues 3 Entwicklungsreihen existieren. Den Ausgangspunkt bildet eine Form mit einem Diagramm, wie es bei *Pterostegia* vorkommt; aus dieser leitet sich durch Auftreten von Diklinie und durch Dédoublement des äußeren Staminalkreises *Harfordia* ab. Eine zweite Entwicklungsreihe führt, gleichfalls ohne Involukralbildung, über *Phyllogonum*, *Hollisteria* und *Nemacaulis* zu *Lastarriaea*; eine dritte Reihe schließlich führt unter Dédoublement des äußeren Staminalkreises und Involukralbildung über *Eriogonum*, *Oxytheca*, *Centrostegia* zu *Chorizanthe*.

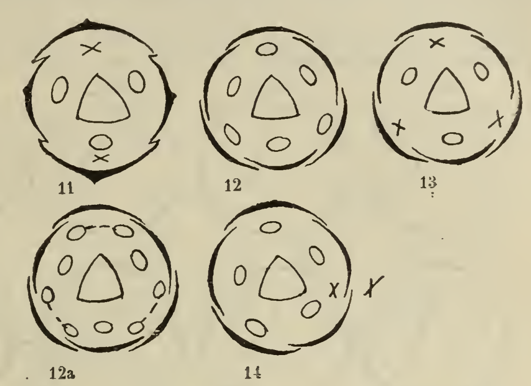


Abb. 3. Diagramme von: Fig. 11. *Lastarriaea* (Ausnahmefall); 12—14. *Pterostegia* (13, 14 Ausnahmefälle); 12a. *Harfordia* (☿ gezeichnet).

Diese Entwicklungsreihen sind schon von Bentham[1]) im großen und ganzen deutlich erkannt worden, während Dammer[2]) den umgekehrten Entwicklungsgang annimmt, indem er als Ausgangspunkt der Entwicklungsreihen eine so offenbar stark reduzierte Form ansieht wie *Koenigia*, die übrigens mit allen Eriogonoideen absolut gar nichts zu tun hat, aber auch von Bentham[1]) zu Unrecht in die Verwandtschaft von *Hollisteria* und *Pterostegia* gestellt ist[3]). Durch vergleichend morphologische Betrachtung ergibt sich, daß bei den *Eriogonoideen* sowie bei den Gattungen *Hollisteria*, *Phyllogonum* und *Harfordia* der äußere Staminalkreis dédoubliert ist.

b. Polygonoideae.

Die gestielte Blüte steht in der Achsel eines Tragblattes und besitzt normalerweise 2 mit einander verwachsene Vorblätter, aus deren Achseln weitere Blütensprosse hervorgehen. In manchen Fällen fehlen die Vorblätter (*Emex*) oder sind, wenn sie auftreten, in Einzahl vorhanden (*Rheum undulatum* L., *Rh. palmatum* L., *Rumex scutatus* L., *R. alpinus* L., *R. Patientia* L. u. a., *Oxyria digyna*), in anderen Fällen ist stets das eine der beiden Vorblätter steril (*Polygoneae*).

---

1) Bentham in Bentham et Hooker Genera plant. III, 1 (1880) p. 89—90.
2) Dammer, l. c. p. 2.
3) Vgl. die Ausführungen im letzten Abschnitt.

α. Rumiceae.

Das für diese Gruppe typische Diagramm ist das von *Rheum*, wie es schon von Eichler[1]) beschrieben und abgebildet worden ist; es ist (abgesehen von den Discuseffigurationen) vollkommen mit dem von *Eriogonum* identisch. Der äußere Staminalkreis ist, wie Payer[2]) entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat, dédoubliert; nur bei *Rheum nobile* Hook. f. ist, wie schon Bentham[3]) beobachtet hat, der äußere Staminalkreis einfach. Nicht selten treten Modifikationen auf durch Abort oder Verwachsung, seltener durch weiteres Dédoublement. Die wichtigsten Fälle sind im folgenden zusammengestellt. Höchst selten tritt Dédoublement eines Tepalums

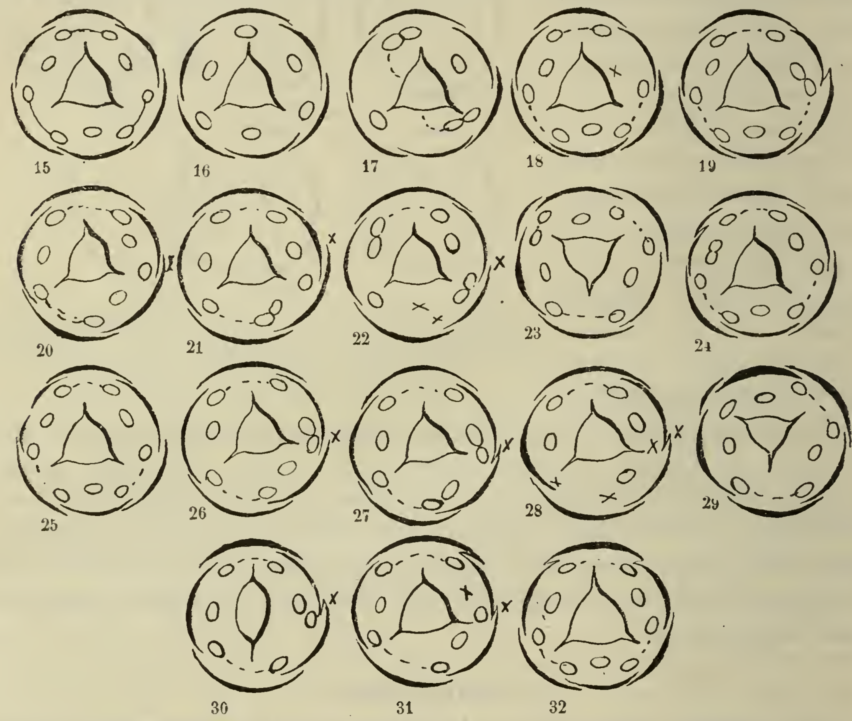


Abb. 4. Diagramme von *Rheum*: Fig. 15. Typ; 16, 17. *Rh. nobile*; 18, 20, 21, 30—32. *Rh. Ribes*; 19, 26—28. *Rh. crassinervium*; 22. *Rh. palmatum*; 23, 29. *Rh. compactum*; 24, 25. *Rh. sibiricum* (Fig. 17—32 Einzelfälle).

ein (*Rh. sibiricum* Fig. 24, 25), etwas häufiger ist Abort eines Tepalums des äußeren Perianthkreises, wobei stets das 5-zählige Polygoneen-Diagramm entsteht wie bei *Hollisteria* (*Rh. Ribes* Gron. Fig. 20, 21, 22, *Rh. crassinervium* Fisch. Fig. 26).

1) Eichler, l. c. p. 72.

2) Payer, l. c. p. 291 u. tab. LXV. f. 1—17.

3) Bentham et Hooker, Genera Pl. l. c. p. 100.

Die Fig. 20, 23, 29 zeigen deutlich die Entstehung dieses 5-zähligen Diagramms, das besonders häufig bei *Rh. Ribes* Gron. auftritt. Gelegentlich tritt Verwachsung von Tepalen (*Rh. crassinervium* Fisch. Fig. 19) auf, sogar bei 5-blätterigem Perianth (*Rh. crassinervium* Fisch. Fig. 27, 28, *Rh. Ribes* Gron. Fig. 30, 31), in welchem Falle Abort des zwischen den verwachsenden Tepalen stehenden Stamens erfolgen kann (*Rh. crassinervium* Fisch. Fig. 28). Verwachsung von Staubgefäßen, nicht selten sogar zweier verschiedener Kreise, kommt gleichfalls vor (*Rh. nobile* Hook. Fig. 17, *Rh. crassinervium* Fisch. Fig. 19, 26, 28, *Rh. Ribes* Gron. Fig. 21, *Rh. palmatum* L. Fig. 22). Dimerwerden des Ovars wurde nur einmal bei *Rh. Ribes* Gron. (Fig. 30) beobachtet.

Es erscheint durchaus möglich, daß aus dem *Rheum*-Diagramm direkt durch Verwachsung und Abort das Diagramm von *Oxyria* (Fig. 33) ent-

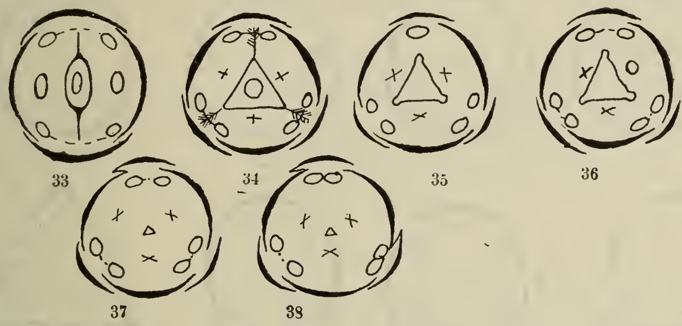


Abb. 5. Diagramme von: *Oxyria* (Fig. 33); *Rumex* 34 (Typ.), 35. *R. longifolius*; 36. *R. venosus*, 37, 38. *R. arifolius* (♂) (35—38: Ausnahmefälle).

standen ist, wenn man berücksichtigt, daß auch bei *Rheum*, freilich äußerst selten, ein dimeres Ovar auftreten kann (vgl. Fig. 30 und *Emex*).

Rumex unterscheidet sich von *Rheum* dadurch im Diagramm, daß der innere Staminalkreis abortiert ist; sehr selten (bei *Rumex venosus* Pursh und *R. Gmelini* Turcz. Fig. 36 beobachtet) tritt noch ein Staubgefäß dieses Kreises auf. Weitere Modifikationen entstehen dadurch, daß an einzelnen Stellen das Dédoublement unterbleibt (*R. longifolius* DC. Fig. 35), ferner daß Verwachsungen auftreten.

In der sect. *Acetosa* vorherrschend, gelegentlich auch in der sect. *Lapathum*, werden schließlich die Blüten diklin, wobei Rudimente der betreffenden reduzierten Sexualorgane wenigstens gewöhnlich, wenn nicht stets, deutlich sind; solche Formen sind entweder polygam oder diözisch; beide Fälle können bei derselben Spezies vorkommen.

Auch für *Rumex* hat Payer [1]) Dédoublement des äußeren Staminalkreises entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.

1) Payer, l. c. p. 291.

Vom Diagramm von *Rumex* ist das von *Emex* abzuleiten: auch hier fehlt der innere Staminalkreis (Fig. 39), für den äußeren ist Dédoublement anzunehmen, wenn dieses auch noch nicht entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen ist. Eine Abweichung ist nur insofern vorhanden, als *Emex* stets polygam ist und außerdem an derselben Pflanze auch hermaphrodite Blüten vorkommen, und zwar so, daß an den untersten Sympodialauszweigungen nur ♀, terminalwärts dann ♀ + ⚥ oder ♀ + ♂, weiter ⚥ und schließlich ♂, nur selten mit einzelnen ⚥ Blüten, auftreten; das genauere über die Verteilung der Blüten kann erst bei der Behandlung der Inflorescenzen angegeben werden.

Nach meinen Beobachtungen kommen trimere ♂ Blüten in gleicher Weise wie dimere Blüten vor, nicht treten letztere vorwiegend auf wie

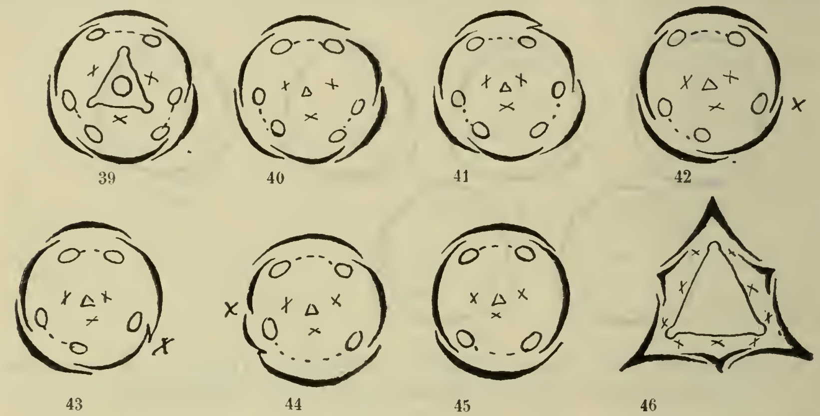


Abb. 6. Diagramme von *Emex spinosus*: Fig. 39. ⚥ Typ.; 41—44. ♂ Ausnahmefälle; 46. ♀ Typ.

Eichler[1]) angibt. Verwachsungen von Tepalen kommen öfters vor (Fig. 41, 42, 43).

Besonders beachtenswert ist, daß aus der trimeren Blüte wieder die 5-zählige Polygoneenblüte entsteht (Fig. 42) und zwar durch Abort eines Tepalums; ferner daß bei einer Spezies mit normalerweise trimerem Grundplan des Diagramms oft auch ein dimeres Diagramm auftritt. Letzterer Umstand stützt die Annahme, daß das Diagramm von *Oxyria* direkt von dem von *Rheum* abzuleiten ist, zumal beide Gattungen darin übereinstimmen, daß die Fruchtknotenkanten flügelartig auswachsen. Vorblätter fehlen bei *Emex* ganz.

β. Polygoneae.

Für diese Gruppe ist das (im Perianth) »5-zählige« Diagramm typisch, das folgende Anordnung hat:

---

1) Eichler, l. c. p. 72.

5 Perianthblätter stehen nach 2/5 angeordnet, den Tepalen 1 und 2 stehen je 2 Stamina eines äußeren Kreises gegenüber, den Tepalen 3—5 je 1 Staubgefäß eines inneren Kreises; ein Staubgefäß des äußeren Kreises steht an der Stelle, wo Tepalum 3 und 5 sich decken. Zu bemerken ist noch, daß die Blüte je nach ihrer Entstehung aus α oder β bald rechts-, bald linksumläufig ist. Stets sind 2 Vorblätter vorhanden, die mit ihren Scheidenteilen zu einem ochreaähnlichen Organ verwachsen sind; ein Vorblatt ist steril. Eine Deutung des 5-zähligen Polygoneen-Diagramms ergibt sich in dem Sinne, wie es schon oben angedeutet worden ist, aus der Betrachtung der speziellen Fälle.



Abb. 7 (Fig. 47). Polygoneen-Diagramm.

αα. **Oxygoninae.**

Das Diagramm von *Oxygonum* Burch. ist das eben skizzierte. Bentham[1]) und nach ihm Dammer[2]) geben Polygamie an, was ich an den von mir untersuchten Arten (*O. alatum* Burch., *O. fruticosum* U. D., *O. salicifolium* U. D.) nicht habe beobachten können.

ββ. **Polygoninae.**

Das Diagramm der Gattung *Polygonella* Michx. (Fig. 48—50) stimmt mit dem von *Oxygonum* überein. Gewöhnlich tritt Polygamie auf. Die Rudimente der betreffenden reduzierten Sexualorgane sind deutlich vorhanden. Die Vorblätter sind sehr stark reduziert.

Die Blüten von *Fagopyrum* (Tourn.) Mönch. sind stets hermaphrodit; das Diagramm ist dasselbe wie bei *Polygonella* (Fig. 51—53), nur alternieren bei der sect. *Eufagopyrum* H. Gross mit den Staubgefäßen kleine drüsenartige Diskuseffigurationen, wie es vielfach auch bei *Persicaria* der Fall ist. Bei der sect. *Tiniaria* tritt sehr selten Dimerie im Karpellkreis auf (*F. Convolvulus*).



Abb. 8. Diagramme von: Fig. 48—50. *Polygonella parvifolia* (49 u. 50: Einzelfälle); 61—53. *Fagopyrum tataricum* (52: Einzelfall, 53: 2 zusammengewachsene Blüten).

1) Bentham in Bentham et Hooker l. c.

2) Dammer in Engler-Prantl l. c.

Die größte Mannigfaltigkeit in den Diagrammen herrscht bei der alten Gattung *Polygonum*[1]). Alle Modifikationen lassen sich von demselben Grundplan ableiten, wie er in den Diagrammen der vorher besprochenen Polygoninen-Gattungen repräsentiert ist.



Abb. 9. Diagramme von *Polygonum*: Fig. 54. Typ., 55. *P. setosum*, 56. *P. uruguense* H.Gr., 57—59. *P. erectum* L., 60. *P. Douglasii*, 61. *P. maritimum*, 62. *P. brasiliense*, 63—65. *P. ramosissimum*, 66. *P. plebejum*, 67. *P. salsugineum*, 68—69. *P. samarense* H. Gr., 70. *P. molliiforme*, 71. *P. Bellardi*. (Alles Einzelfälle außer Fig. 54, 56—58, 63, 64, 67, 68, 71.)

Dieses Diagramm ist bei *Polygonum* relativ sehr konstant. Äußerst selten tritt Dédoublement eines Staubgefäßes des inneren Kreises ein (*P. setosum* Jacq. Fig. 55); dagegen kommt es häufiger vor, daß den Tepalen

1) Im Laufe der Untersuchungen bin ich wie schon früher GREENE, SMALL u. a. zu der Überzeugung gelangt, daß die Gattung *Polygonum* wegen der erheblichen morphologischen und anatomischen Verschiedenheiten einzelner Sektionen in ihrem bisherigen Umfange nicht aufrecht erhalten werden kann, sondern daß man bei gleicher Bewertung

1 und 2 nur je ein Staubgefäß opponiert ist (*P. uruguense* H. Gr. n. sp.[1]) Fig. 56, *P. erectum* L. Fig. 58 gewöhnlich, *P. chilense* C. Koch gelegentlich, ebenso *P. Bellardi* All., *P. lacerum* H. B. K. gewöhnlich, *P. ramosissimum* Michx. Fig. 63 gewöhnlich, *P. plebejum* R. Br. var. *Griffithii* Hook. f. vorherrschend, Fig. 66, *P. samarense* H. Gr. n. sp. Fig. 66 öfters, *P. molliiforme* Boiss. Fig. 70 stets).

Gelegentlich abortiert das Staubgefäß, das an der Stelle steht, wo Tepalum 3 und 5 sich decken (*P. maritimum* L. gelegentlich, Fig. 66, *P. plebejum* R. Br. var. *Griffithii* Hook. f. Fig. 66 stets, ebenso *P. salsugineum* M. B. Fig. 67, *P. samarense* H. Gr. n. sp. Fig. 66, 68 ebenso, *P. Bellardi* All. selten, Fig. 71, *P. humifusum* Merk). Sehr selten abortiert der ganze äußere Staminalkreis (Fig. 68 *P. samarense* H. Gr.) bzw. der innere (Fig. 69 *P. samarense* H. Gr.). Nicht selten abortiert ein Tepalum des inneren Kreises (3 oder 5), wobei dann stets das Staubgefäß mit abortiert, das vor der Deckungsstelle von 3 und 5 stand; es kann in diesem Falle unvollkommene Dimerie (nur im Perianth und äußeren Staminalkreis) zu Stande kommen, was nur gelegentlich als Ausnahmefall zu beobachten ist (*P. erectum* L. Fig. 59, *P. maritimum* L. Fig. 61), oder aber es entsteht vollkommene Dimerie, was zwar selten vorkommt, dann aber bei einer Art vorherrschend ist (*P. brasiliense* C. Koch Fig. 62); bei *P. samarense* H. Gr. tritt vollkommene Dimerie mit Abort des inneren Staminalkreises gelegentlich auf (Fig. 69). Sehr selten ist Dimerie im Karpell- und inneren Staminalkreis, während das Übrige normal ist (*P. molliiforme* Boiss. und *P. Bornmülleri* Litwinow Fig. 70). Bei *P. ramosissimum* Michx. herrscht das vollkommen trimere Diagramm vor (Fig. 63 bis 65), wobei dann zu den Tepalen 1 und 2 gewöhnlich nur ein Staubgefäß gehört (Fig. 64), während bei 5-zähligem Diagramm derselben Art (dem normalen *Polygonum*-Diagramm) zu diesen Tepalen je 2 Stamina gehören, ein Beweis dafür, daß hier Dédoublement vorliegt.

Durch vollkommene Dimerie ist auch die sect. *Tephis* (*Polygonum atraphaxoides* Thunb.) ausgezeichnet.

Dieser Fall kommt ferner bei *Persicaria* sect. *Tovara* regelmäßig vor;

---

der Merkmale wie bei anderen Gattungen zu einer Aufteilung der alten Gattung *Polygonum* in mehrere Genera genötigt ist, was im letzten Abschnitt dieser Arbeit zu begründen sein wird. Hier sei nur zur Orientierung ein Verzeichnis dieser Gattungen mitgeteilt: *Polygonum* (Tourn.) Adans. emend. (= *Polygonum* L. sect. *Avicularia* Msn. und *Tephis* Adans.), *Bistorta* (Tourn.) Greene (= *Polygonum* L. sect. *Bistorta*), *Persicaria* (Tourn.) Greene emend. (= *Polygonum* L. sect. *Persicaria* Msn., sect. *Tovara* Bth. et Hooker, sect. *Amblygonon* Msn., sect. *Cephalophilon* Msn., sect. *Echinocaulon* Msn. und vorläufig sect. *Aconogonon* Msn.), *Pleuropterus* Turcz. (= *Polygonum* L. sect. *Pleuropterus* Benth. et Hook.) und *Fagopyrum* (Tourn.) Mönch. (= *Polygonum* L. sect. *Tiniaria* Msn. und Gattung *Fagopyrum* (Gaertner).

1) Die Beschreibungen der hier erwähnten neuen Arten siehe im Anhang.

hier tritt sehr häufig Reduktion der Stamina des inneren Kreises bis zu völligem Abort ein (Fig. 72, 73).

In den übrigen Sektionen von *Persicaria* sind die diagrammatischen Verhältnisse außerordentlich variabel, so daß man nicht nur bei derselben Spezies, sondern sogar bei einem und demselben Exemplar oder Blüten-

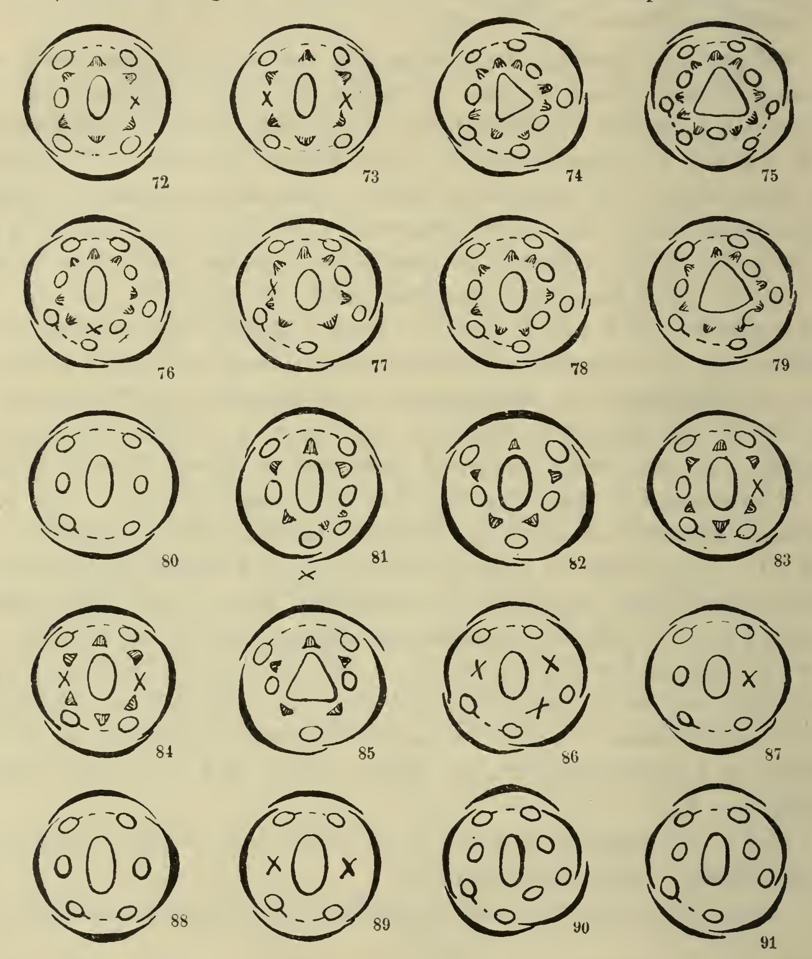


Abb. 10. Diagramme von *Persicaria*: Fig. 72, 73. *P. virginiana*, 74. sect. *Eupersicaria* (Typ.), 75. *P. hydropiperoides*, 76—78. *P. pennsylvanica*, 79. *P. acris*, 80. *P. lapathifolia*, 81. *P. mitis*, 82—85. *P. Hydropiper*, 86—88. *P. amphibia* (87, 88: Einzelfälle), 78. *P. diospyrifolia*, 90. *P. sagittifolia*, 91. *P. arifolia*.

stand mehrere Diagramm-Varianten feststellen kann. Sehr selten tritt gelegentlich als Ausnahme ein vollkommen trimeres Diagramm auf (*P. hydropiperoides* Michx. Fig. 75), wobei dann sämtliche Stamina des äußeren Kreises dédoubliert sind. Bei manchen Arten (*P. hydropiper* L., *P. mitis* Schrk. u. a.) findet an demselben Exemplar Reduktion des normalen Diagramms bis auf ein einfaches trimeres statt (Fig. 81, 82, 85). Bei den

meisten Arten tritt öfters Dimerie des Karpellkreises auf, womit gewöhnlich auch Dimerie des inneren Staminalkreises verbunden ist (»Fruchtknotenadaptation« VELENOVSKYS[1]), Fig. 76, 77, 80, 81, 82, 88, 91). Bei manchen Arten herrscht vollkommene Dimerie vor (*P. nodosa* Pers., *P. tomentosa* Schrk. u. a.), bei anderen kommt sie so gut wie ausschließlich vor (*P. diospyrifolia* (Cham. et Schl.) Fig. 89). Nicht selten abortiert der innere Staminalkreis (z. B. *P. amphibia* (L.) Greene Fig. 86, *P. Hartwrightii*, *P. diospyrifolia* (Cham. et Schl.) Fig. 89 u. a.). Diese außerordentlich große Variabilität im Blütenbau könnte die Annahme begründen, daß es sich bei dieser Gattung um relativ junge Arten handele, die in lebhafter Umbildung begriffen sind.

Sect. *Amblygonon* ist durch Dimerie im Karpell- und gewöhnlich im inneren Staminalkreise ausgezeichnet (Fig. 76, 78), dasselbe gilt für die Sektionen *Echinocaulon* (Fig. 90, 91), während in sect. *Aconogonon* und *Cephalophilon* durchaus das in Fig. 74 gezeichnete normale *Persicaria*-Diagramm vorherrscht. Sehr selten [bei *P. Davisiae* (Brewer) und *P. polymorpha* (Ledeb.)] tritt ein vollkommen trimeres Diagramm auf, in welchem Falle wieder der äußere Staminalkreis vollkommen dédoubliert ist (Fig. 75).

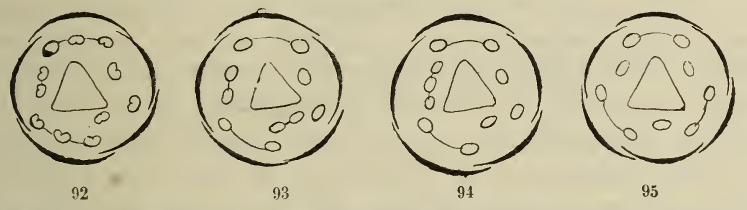


Abb. 11. Diagramme von *Pleuropterus cuspidatus* (S. et Z.) H. Gross.

Auch in der Gattung *Bistorta* (Greene) tritt fast stets nur das normale *Polygonum*-Diagramm auf, sehr selten kommt Dimerie im Karpellkreise vor.

Größere Variabilität herrscht wiederum in der Gattung *Pleuropterus* Turcz. Hier (tritt bei *P. cuspidatus* S. et Z.) öfters Dédoublement im inneren Staminalkreise auf (Fig. 92—94), sehr selten sogar Dreiteilung einzelner Stamina (Fig. 92, 94); letzterer Fall kommt im äußeren Staminalkreise öfter vor, aber nur bei den Staubgefäßen, die den Tepalen 1 und 2 superponiert sind; das dritte Staubgefäß des äußeren Kreises wird nur verdoppelt, wenn die Blüte rein trimer wird (Fig. 95).

Koenigia ist diejenige Gattung, die in ihrem Diagramm am stärksten reduziert ist (Fig. 97 b). Die Zahl der Stamina und Tepalen beträgt 3; weniger bzw. mehr, wie sie nach MEISSNER[2]) und BENTHAM[3]) sowie BAILLON[4])

1) VELENOVSKY, Vergl. Morphologie III (1910) p. 894 ff.
2) MEISSNER in DC. Prodr. XIV. p. 82.
3) BENTHAM in BENTHAM et HOOK. Genera l. c.
4) BAILLON, Histoire d. Pl. II l. c.

vorkommen sollen, habe ich nicht finden können. Wenn man erwägt, daß einfache 3-zählige Diagramme (d. h. mit einfachem Perianth) nur bei *Persicaria* auftreten, wird man das *Koenigia*-Diagramm nur vom *Persicaria*-Diagramm abzuleiten haben, das im einfachsten Fall nur 2 Stamina im äußeren Kreise aufweist (Fig. 96). Die Ableitung ist so möglich, daß man Abort der beiden äußeren Tepalen (1 u. 2) annimmt, womit auch Abort der beiden zugehörigen Stamina verbunden ist (Fig. 97a); hiernach ist eine Ver-



Abb. 12. Entstehung des *Koenigia*-Diagrammes.

schiebung der Stamina eingetreten, die sich vor die Zwischenräume zwischen den Tepalen stellten; durch diese Verschiebung wurde ebenso wie bei *Nemacaulis* eine Stellungsveränderung des Fruchtknotens bewirkt. Diese Annahmen dürften nicht zu gewagt erscheinen, da ja ähnliche Verschiebungen speziell in den Staminalkreisen im Anschluß an Abort von Tepalen öfter stattfinden. Was speziell den Fruchtknoten anbetrifft, so erscheint es mir durchaus unberechtigt, in ihm stets gewissermaßen einen zweiten Pol zu sehen, der bestimmend auf die Anordnung anderer Blütenteile einwirkt, wie es viele annehmen (z. B. Velenovsky), ist doch unter anderem auch von Walter [1]) nachgewiesen worden, daß in manchen Fällen die Stellung des Fruchtknotens (resp. der Fruchtknoten) von der Anordnung der Stamina bedingt wird.

Bei Arten von *Persicaria* sect. *Aconogonon* [z. B. *P. Weyrichii* (F. Schm.), *P. mollis* (Don), *P. alpina* (Led.), *P. rudis* (Meisn.), *P. rumicifolia* (Bab.)] tritt Polygamie auf.

γγ. **Atraphaxidinae.**

Die Gattung *Atraphaxis* L. bietet nichts Neues: bei einem Teil der Arten kommt fast nur das 5-zählige Diagramm, bei einem anderen nur das dimere, bei *A. variabilis* J. et Sp. beide zugleich vor.

Das Diagramm von *Pteropyrum* J. et Sp. ist das normale 5-zählige *Polygonum*-Diagramm.

Sehr abweichend sind die Verhältnisse bei *Calligonum*. Hier ist der Karpellkreis fast stets tetramer; damit steht eine Vermehrung der Stamina beider Kreise in Zusammenhang, die durch reichliches Dédoublement erfolgt, ihre Zahl beträgt 12—16, selten 18. Die wichtigsten Fälle sind unten zusammengestellt (Fig. 98—101). Offenbar ist *Calligonum* eine sehr ab-

---

1) Walter, l. c. p. 19, 20.

geleitete Form. Die Stamina sind dicht gedrängt, so daß die beiden Staminalkreise nur sehr schwer zu unterscheiden sind, zumal an getrocknetem Material.

Zusammenfassung.

Es mag vielleicht bedenklich erscheinen, daß Gruppen mit so verschiedenem Blütenbau, wie es die Rumiceen und Polygoneen sind, in einer Unterfamilie vereinigt werden. In Wirklichkeit ist aber die Differenz im

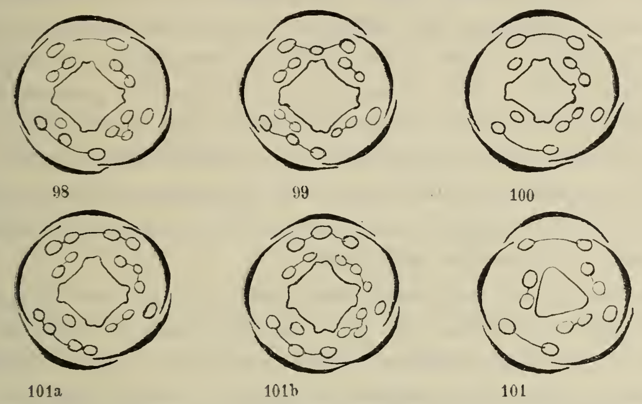


Abb. 13. Diagramme von *Calligonum*: Fig. 98, 99. *C. songaricum*, 100, 101. *C. tetrapterum*, 101a, 101b. *C. Pallasia*.

Blütenbau nur eine sehr geringe, wie vorher schon des öfteren angedeutet wurde.

Die Diagramme beider Gruppen stimmen überein (im normalen Falle) in der Trimerie des Karpellkreises und des inneren Staminalkreises; für den äußeren Staminalkreis muß man bei den Polygoneen ebenfalls Trimerie annehmen, wenn man sich der Fälle erinnert, wo der äußere Staminalkreis einfach ist (Fig. 56, 57, 58, 63, 64, 65, 70 usw.).

Dieser Befund beweist, daß im normalen Polygoneen-Diagramm Dédoublement im äußeren Staminalkreis stattfindet, wenn auch nicht alle Glieder des betreffenden Kreises dem Dédoublement unterliegen. Payer[1]) hat außerdem das Dédoublement entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen. Seine Figuren auf Tab. 64 zeigen dieses zwar nicht, wie Čelakovsky[2]) treffend bemerkt, aber an der Richtigkeit der im Texte gemachten Angaben möchte ich auf Grund einer Nachuntersuchung an *Bistorta vulgaris* Hill. nicht zweifeln.

Demnach ist auch der äußere Staminalkreis als trimer anzusehen, nicht etwa als 6-zählig bei *Rheum* und *Rumex* und als 5-zählig bei den *Polygoneae*.

1) Payer, Organogénie p. 291.

2) Čelakovsky, Das Reduktionsgesetz der Blüten. Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges. Wissensch. Math.-Naturw. Kl. (1899).

Es handelt sich nun darum, festzustellen, wie das gewiß sehr merkwürdige Polygoneen-Diagramm zu deuten und abzuleiten ist.

Eichler[1]) und nach ihm Dammer[2]) sehen die Rumiceen- (auch Eriogonoideen-)Blüte als zyklisch, die Polygoneenblüte als azyklisch an. Diese Deutung ist gänzlich verfehlt, schon deswegen, weil dann nicht nur bei derselben Art, sondern sogar bei demselben Individuum azyklische und zyklische Blüten auftreten würden (z. B. *Polygonum ramosissimum*, *Persicaria Hydropiper*, *Emex* usw.). Etwas derartiges ist aber unmöglich bei der fundamentalen Bedeutung der Differenz von zyklischem und azyklischem Blütenbau[3]), ohne die eine phylogenetische Systematik der Angiospermen nicht möglich wäre. Denn man neigt ja bekanntlich gegenwärtig immer mehr zu der Ansicht, daß die Angiospermen sich durch ihre am tiefsten stehenden Vertreter, die *Polycarpicae*, von den Coniferen oder coniferenartigen Gymnospermen, also Formen mit azyklischen Blüten, ableiten, wobei im Laufe der Phylogenie die zyklische Blüte nur durch Reduktion aus der azyklischen entstanden sein kann.

Ebensowenig wie azyklischen Bau kann man bei der Polygoneenblüte 2 + 3-Zähligkeit annehmen, da dann das Diagramm im äußeren Staminalkreise nur 2 Stamina aufweisen dürfte wie es bei vielen *Urticales*[4]) der Fall ist, ferner bei der Terminalblüte von *Berberis*. Selbst wenn 2 + 3-Zähligkeit vorliegen würde, so würde immer noch die Aufgabe bestehen, diesen Bauplan von einem ursprünglicheren abzuleiten, denn daß 2 + 3-Zähligkeit kein primärer Zustand ist, darüber ist gar kein Zweifel möglich. Sehr schön zeigt dies *Berberis*. Die normale Blüte von *Berberis* wie überhaupt der Berberidaceen und der ihnen am nächsten stehenden Familien ist trimer gebaut, die Terminalblüte von *Berberis* dagegen bekanntlich (scheinbar) 5-zählig im Perianth und Andröceum. Eichler[5]) spricht hier von einer »Mittelbildung zwischen dimerem und trimerem Bauplan, gleichsam aus abwechselnd 2- und 3-zähligen Quirlen oder, was dasselbe sagt, nach fortlaufender $^2/_5$-Spirale konstruiert.« Diese ganz schematische Erklärung kann natürlich nicht befriedigen, da sie den für viele Erklärungsversuche so sehr bequemen azyklischen Bau heranziehend, auf die Phylogenie der *Berberis*-Blüte keine Rücksicht nimmt. Ganz unbegreiflich ist

1) Eichler, Blütendiagramme II. l. c.

2) Dammer in Engler-Prantl l. c. p. 1.

3) Čelakovsky l. c. p. 7—8; G. Senn, Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermen-Systems. Beih. Bot. Zentralbl. XVII. 1, 1904 und: Die gegenwärtige Strömung in d. Syst. d. Blütenpflanzen, 1909; Arber und Parkin, On the Orig. of Angiosp. in Journ. Linn. Soc. XXXVIII. 1907 und Stud. on the Evol. of the Angiosp. Ann. of Bot. XXII. 1908; H. Winkler, Zur Kritik der Ansichten von der Entst. d. Angiospermenblüte. Jahresber. d. schles. Ges. 1909 u. a.

4) Eichler, l. c. II. p. 49 ff.

5) Eichler, Blütendiagramme II. p. 16 u. 135.

die Auffassung der *Berberis*-Blüte bei Velenovsky[1]); dieser leitet einfach die normale trimere Blüte von *Berberis* aus der 5-zähligen Terminalblüte ab, aus der sie durch Teilung einer Zahl im Sepalen-, Petalen- und Staminalkreise entstanden sein soll; es soll dadurch »ein 6-zähliger Kreis, der sich sofort in 2 alternierende 3-zählige teilte«, entstanden sein!!

Wenn man bedenkt, daß das normale Diagramm der Berberidaceen sowie der genannten verwandten Familien das trimere ist, so kann absolut kein Zweifel darüber bestehen, daß die 5-zählige Terminalblüte aus der trimeren entstanden ist und zwar durch Abort eines Perianthblattes, wodurch auch Abort eines opponierten Blütenteiles bedingt wurde. Entsprechend kann auch die Entstehung des Polygoneen-Diagramms aus dem trimeren Rumiceen-Diagramm nur durch Abort eines (äußeren) Tepalums in Frage kommen.

Bei dieser Deutung muß man zunächst erwägen, daß das Dédoublement von den Raumverhältnissen in der Blüte abhängig ist, was unzweifelhaft aus vielen der oben angegebenen Fälle folgt. Abortiert nun ein Tepalum des äußeren Kreises, so ordnen sich wie ganz allgemein die übrigen so, daß sie den Winkel von 360° gleichmäßig einteilen; infolgedessen muß der Raum vor dem abortierenden Blütenteil ± erheblich verkleinert werden, was auf die Entwicklung eines hier sich bildenden Organs eines der folgenden Kreise einen bedeutsamen Einfluß ausüben muß.

Eichler[2]) stellt sich »nur zur Veranschaulichung« vor, daß das Polygoneen-Diagramm aus dem rein trimeren Rumiceen-Diagramm hervorgehe, indem ein Tepalum des äußeren Kreises ausfalle, worauf die anliegenden beiden Tepala des inneren Kreises (3 und 5) zusammenrücken; dadurch wäre der Spielraum für das darüberliegende Staubgefäß vermindert, während an den beiden anderen Stellen die Verhältnisse ungeändert bleiben, so daß im ersten Falle das Dédoublement unterbleibe, im zweiten dagegen statthabe wie gewöhnlich. Eichler spricht sich aber ausdrücklich gegen die Annahme aus, daß hier in Wirklichkeit das 5-zählige Polygoneen-Diagramm aus dem trimeren Rumiceen-Diagramm entstanden sei, und kommt zum Schluß, »daß, wie das 5-zählige Perigon der Polygoneen die Mitte hält zwischen doppelter Dimerie und doppelter Trimerie, so auch der 5-zählige äußere Staminalkreis den Übergang bildet zwischen einem gespaltenen 2- und einem gespaltenen 3-zähligen Kreis«. Dieser Schluß befriedigt um so weniger, als hier von einem 5-zähligen äußeren Staminalkreis die Rede ist, während zweifellos, wie oben dargetan wurde und aus dem Vergleich der Diagramme mit Sicherheit hervorgeht, im Andröceum durchaus Trimerie vorliegt wie (beim Typus) auch im Karpellkreise.

Man erwäge nun, daß durch Abort eines Tepalums im äußeren Kreise

1) Velenovsky, Vgl. Morphologie III. p. 872.
2) Eichler, Blütendiagramme II. p. 73—74.

bei dédoubliertem äußeren Staminalkreis aus dem trimeren Rumiceen-Diagramm das 5-zählige Polygoneen-Diagramm hervorgeht, wie es als Ausnahmefall bei *Hollisteria, Rheum* und *Emex* geschieht; andererseits, daß beim Auftreten eines 6. Tepalums aus dem Polygoneen-Diagramm direkt das Rumiceen-Diagramm entsteht (Fig. 52, 64, 65, 66, 75) — wobei allerdings bisweilen infolge von Zusammenrücken der Tepalen des inneren Kreises das Dédoublement des äußeren Kreises ganz unterbleibt, was ja völlig irrelevant ist — so kann es nur eine Deutung für das Polygoneen-Diagramm geben, nämlich, daß es aus dem Rumiceen-Diagramm durch Abort eines Tepalums des äußeren Kreises entstanden ist.

Gestützt wird diese Deutung noch durch verschiedene andere Erwägungen. Zunächst sind vollkommen trimere Diagramme bei Arten mit normalerweise 5-zähligem Polygoneen-Diagramm äußerst selten, 5-zählige Diagramme aber bei Arten mit normalerweise trimeren Diagrammen ungleich häufiger, während höhere Zahlen als 6 für ein Blütenorgan kaum jemals (als Ausnahmefall) auftreten.

Außerdem findet man in vielen Gattungen Arten, die sich vom Haupttypus durch ein ± reduziertes Diagramm auszeichnen, ferner kann eine solche Reduktion im Diagramm sogar an einem und demselben Exemplar stattfinden, von dizyklischer Trimerie im Perianth bis zu monozyklischer Trimerie (*Emex*) oder von Pseudopentamerie ebenfalls bis zu monozyklischer Trimerie im Perianth (*Persicaria Hydropiper*); auch innerhalb von Gruppen verwandter Gattungen können solche Reduktionen vorkommen (*Oxyria, Emex*).

Aus allem ergibt sich mit Notwendigkeit, daß wir es bei den Polygonaceen mit Reduktionsreihen zu tun haben; dieser Schlußfolgerung kann auch der Umstand, daß bei *Calligonum* und *Symmeria* höhere Zahlen in gewissen Kreisen auftreten, nicht Eintrag tun, denn hier handelt es sich, wenigstens bei *Calligonum*, um Formen, die stark abgeleitet sind.

Übrigens hat schon Payer [1]) in scharfsinniger Weise auf die sehr nahen Beziehungen des Polygoneen-Diagramms zum Rumiceen-Diagramm hingewiesen und das erstere vom trimeren Rumiceen-Diagramm direkt abgeleitet; nur nimmt er an, daß sich ein Tepalum des äußeren Kreises zu einem Vorblatt umgewandelt habe und zu der Auszweigungsstelle des Blütenstiels hinuntergerückt sei, ein Vorgang, der in seiner Wirkung naturgemäß mit dem von mir angenommenen und nachgewiesenen Abort übereinstimmen muß. Daß aber Payers Erklärung nicht zutreffend ist, geht schon daraus hervor, daß beim Auftreten von trimeren Blüten z. B. bei *Polygonum* die Zahl der Vorblätter nicht vermindert wird, ferner, daß bei Coccoloboideen mit trimeren Blüten stets 2 Vorblätter vorhanden sind.

Schließlich sind noch 2 andere Deutungsversuche des Polygoneen-Diagramms zu erwähnen.

1) Payer, l. c. p. 291—292.

Velenovsky[1]) kommt auf Grund falsch oder ungenau gezeichneter Diagramme von *Persicaria Hydropiper* (L.) — er zeichnet so, daß eine Ovarfläche der Abstammungsachse zugekehrt ist, daher das einfache Staubgefäß des äußeren Kreises über ein Staubgefäß des inneren fällt — zu dem Schlusse, daß bei *Polygonum* (d. h. auch *Persicaria* usw.) ein Dédoublement unerklärbar sei. Er hält die Blüte (wenigstens implicite) für vollkommen 5-zählig mit trimerem Ovar, nur soll der innere Staminalkreis durch »Fruchtknotenadaptation« auf die Dreizahl reduziert sein, wie er bei dimerem Ovar oft auf 2 reduziert wird. Selbstverständlich ist diese Deutung, wie sich aus den oben mitgeteilten diagrammatischen Erörterungen ergibt, in allen Punkten — abgesehen höchstens von der Fruchtknotenadaptation bei dimerem Ovar — gänzlich verfehlt.

Auch den Ausführungen von Čelakovsky[2]) kann ich mich nicht anschließen. Er geht davon aus, daß der äußere Staminalkreis im primären Zustande echt 6-zählig ist; es erfolgte jedoch im äußeren Kreise paarweise Näherung der Stamina, so daß hier ein Übergang von der 6-Zähligkeit zur 3-Zähligkeit, also »negatives« Dédoublement (Čelak.), vorliege, die bei *Pterostegia* mit völliger Verdrängung der älteren 6-Zähligkeit durchgeführt sei. Es ist aber gar nicht einzusehen, warum hier nicht der umgekehrte Fall, also positives Dédoublement, wie man allgemein annimmt, vorliegen kann. Čelakovsky geht nämlich von der Annahme aus, daß das Dédoublement überhaupt negativ[3]) sei, positives nur gelegentlich als Ausnahmefall vorkomme, und deutet alle Befunde ohne genügende Kritik im Sinne seiner Theorie. Daß aber der äußere Staminalkreis nicht 6-zählig sein kann, ist an und für sich schon anzunehmen, da die Blüte in allen anderen Cyklen 3-zählig ist, folgt außerdem aus den oben mitgeteilten diagrammatischen Erörterungen. Ebenso hält Čelakovsky den äußeren Staminalkreis von *Polygonum* (im alten Sinne) für 5- bzw. 4-zählig, während in der Anlage die Tendenz zur Bildung eines 3-zähligen Quirls sich geltend mache, wodurch die paarweise Zusammenziehung von 4 Staubgefäßen im ersten Entwicklungsstadium bedingt sei. Daß aber das über Tepalum 1 stehende Paar gegen Tepalum 2 etwas verschoben sei, ist nicht richtig; Čelakovsky meint, daß das einzelne Staubgefäß zwischen Tepalum 3 und 5 falle, weil das 6-zählige Perigon 5-zählig wird mit annähernd gleicher Lage der entsprechenden Teile, wenn man sich Tepalum 1 abortiert oder als Vorblatt von der Blüte weggerückt denkt.

1) Velenovsky, Vergl. Morphologie III. p. 849—50.

2) Čelakovsky, l. c. p. 26—28.

3) D. h. das, was man gewöhnlich als »Dédoublement« bezeichnet, ist (nach Čelakovsky) meistens nichts weiter als eine Zusammenfassung von primär in Vielzahl vorhandenen Organen zu Organgruppen, worin eine Tendenz zu einer numerischen Reduktion zu sehen sei, die in der Anlage durch das gemeinsame, einfache Primordium zum Ausdruck gebracht werde; die nachfolgende Aufteilung zu einer Organgruppe sei durch die Vererbung zu erklären.

Čelakovsky schreibt also der Polygoneenblüte zu Unrecht negatives Dédoublement zu und hebt den Punkt, auf den es noch besonders ankommt, nämlich den Abort eines Perianthblatts, nicht als den einzigen Faktor bei der Entwicklung der Polygoneenblüte aus der Rumiceenblüte hervor.

Vergleicht man die diagrammatischen Verhältnisse innerhalb der Unterfamilie der Polygonoideen, so wird man mehrere Entwicklungsreihen konstatieren können. Den Ausgangspunkt bildet das Diagramm von *Rheum*. Von hier aus führt eine Reihe über *Rheum* zu *Oxyria*, von *Rheum* eine Reihe zu *Rumex* und *Emex;* eine zweite Entwicklungsreihe führt von dem genannten Ausgangspunkte durch Reduktion im Perianth usw. zu den Polygoneen. Die Entwicklungsreihen innerhalb dieser Gruppe lassen sich nur auf Grund aller morphologischen Verhältnisse feststellen und sind daher später zu berücksichtigen.

c. Coccoloboideen.

Zu jeder Blüte gehören 2 mit einander verwachsene Vorblätter. Der Hauptunterschied gegenüber den Polygonoideen, denen die Coccoloboideen viel näher stehen als den Eriogonoideen, ist das zerklüftete Nährgewebe.

α. Coccolobeae.

Typisch für diese Gruppe ist das pseudopentamere Polygoneendiagramm (*Brunnichia* Banks, *Antigonon* Endl. Fig. 103, *Muehlenbeckia* Msn., *Coccoloba* Jacq., *Podopterus* H. B. K. Fig. 110). Nur selten tritt als Ausnahmefall das trimere auf. Ferner sind die Blüten fast stets hermaphrodit (außer *Muehlenbeckia*).

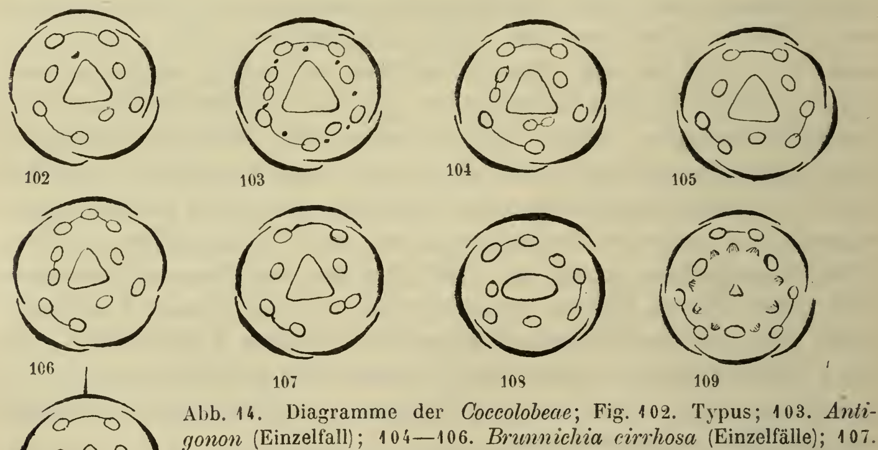


Abb. 14. Diagramme der *Coccolobeae*; Fig. 102. Typus; 103. *Antigonon* (Einzelfall); 104—106. *Brunnichia cirrhosa* (Einzelfälle); 107. *Coccoloba uvifera* (Einzelfall); 108. *C. punctata* (Einzelfall); 109. *Muehlenbeckia sagittifolia* (Einzelfall); 110. *Podopterus mexicanus* (Typ.).

Die Zahl der Abweichungen vom Normaldiagramm ist gering. So treten ähnlich wie bei *Persicaria*- und *Fagopyrum*-Spezies bei *Antigonon* (Fig. 103)

und *Muehlenbeckia* (Fig. 109) interstaminale Rezeptakulareffigurationen auf. Gelegentlich kommt Dédoublement im inneren Staminalkreise vor (besonders oft bei *Brunnichia*, Fig. 103—107) oder sogar Dreierspaltung (*Brunnichia cirrhosa* Banks, Fig. 106), selten wird die Blüte trimer und weist dann das typische Rumiceendiagramm auf (Fig. 105). Äußerst selten tritt unvollkommene Dimerie auf (Fig. 108). Für *Podopterus* gibt Dammer[1]) ein unrichtiges Diagramm an, offenbar verleitet durch die Form von Tepalum 3, das ganz und gar mit den Tepalen 1 und 2 übereinstimmt, ein Fall, der aber auch sonst öfters vorkommt (z. B. *Fagopyrum* sect. *Tiniaria*, *Pleuropterus*, ferner *Polygonella*); über die Gestalt des Diagramms kann hier nicht der geringste Zweifel herrschen. Die Deckung der Tepalen ist genau wie bei dem normalen Polygoneendiagramm, es ist ein äußerer Staminalkreis mit 5 Staubgefäßen und ein innerer mit 3 sehr deutlich längeren Staubgefäßen vorhanden, nicht, wie Dammer zeichnet, von 2 inneren und 6 äußeren Staubgefäßen.

Muehlenbeckia weicht durch Diklinie ab; die Rudimente der betreffenden reduzierten Sexualorgane sind meist deutlich sichtbar.

β. Triplarideae.

Diese Gruppe ist durch trimeren Blütenbau charakterisiert sowie (abgesehen von *Gymnopodium*, *Leptogonum* Bth. und *Millspaughia* Robins.[2]) durch Diöcie, umfaßt also ± stark abgeleitete Formen (zu denen auch *Leptogonum* gehört), weswegen diese Gruppe hinter die *Coccolobeae* gestellt wurde. *Millspaughia* Robins. besitzt trimere ⚥ Blüten mit 2 Staminalkreisen, von denen der äußere (nach Analogie anderer Gattungen) dédoubliert ist. Bei *Leptogonum domingense* Bth. ist der äußere Staminalkreis abortiert (Fig. 111), ferner sind die inneren Tepalen stark reduziert. Außerdem ist *Leptogonum* durch das jedenfalls nur anfangs (ältere Blüten lagen mir nicht vor) anatrope Ovulum auf langem Funikulus ausgezeichnet.

Alle übrigen Gattungen sind durch Diöcie charakterisiert. Bei *Ruprechtia* sind in der ♂ Blüte die Tepalen nicht auffallend ungleich, bei der ♀ Blüte dagegen die inneren sehr stark reduziert; Rudimente der reduzierten Sexualorgane sind vielfach vorhanden (Fig. 112, 113).

Mit *Ruprechtia* stimmt *Triplaris* im Diagramm völlig überein.

Am stärksten abgeleitet ist *Symmeria*. Die Stamina sind hier in unbestimmter Zahl und Anordnung vorhanden, jedenfalls infolge von serialem und kollateralem Dédoublement; in der ♀ Blüte sind die äußeren Tepalen, die bald abfallen, sehr stark reduziert, die inneren sind dick, lederartig und liegen dem Fruchtknoten dicht an. Das Ovulum bei allen diesen Gattungen ist sitzend oder fast sitzend (Fig. 114, 115).

1) Dammer, l. c. p. 31.

2) C. F. Millspaugh, Plantae a cl. Ed. et Caec. Seler in Yucatan collectae, in Engler Bot. Jahrb. 36 (1905) Beibl. p. 11.

In dieser Gruppe sind nach dem oben Mitgeteilten zwei Entwicklungsreihen zu unterscheiden, die beide von einer Form mit trimerem Diagramm ausgehen. Den Endpunkt einer durch hermaphrodite Blüten ausgezeich-

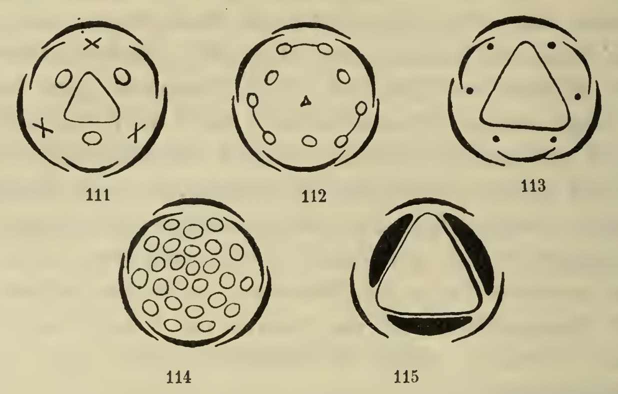


Abb. 15. Diagramme von Triplarideen: 111. *Leptogonum domingense*; 112, 113. *Ruprechtia polystachya* (♂ u. ♀); 114, 115. *Symmeria* (♂ u. ♀).

neten Reihe bildet *Leptogonum*; die zweite führt unter Auftreten von Diklinie über *Triplaris* zu *Ruprechtia* und *Symmeria*.

d. Zusammenfassung der diagrammatischen Verhältnisse der Polygonaceen.

Die Blüten aller Polygonaceen sind zyklisch gebaut, homoiochlamydeïsch, im Perianth dizyklisch trimer oder durch Abort eines äußeren Perianthblattes pseudopentamer, diplostemon, im Andröceum und Gynöceum trimer, seltener dimer bei gleichzeitiger Dimerie des Perianths.

Ganz besonders hervorzuheben ist der Umstand, daß das Perianth der Polygonaceen 2-kreisig ist.

Man könnte auf Grund mancher Ähnlichkeiten der Pylygonaceen mit typischen Centrospermen versucht sein, diese Zweikreisigkeit durch seriales Dédoublement eines Staminalkreises, selbstverständlich des äußeren, zu erklären, wie es Walter[1]) bei *Anisomeria coriacea* Don und *Stegnosperma halimifolia* Benth., Lüders[2]) für *Habrosia spinuliflora* Fenzl und *Sphaerocoma Hookeri* T. Anders nachgewiesen haben. Wie sich aus den diagrammatischen Verhältnissen ergibt, ist hieran bei den Polygonaceen nicht zu denken; denn es kommt hier weder Obdiplostemonie vor, noch ein im primären Zustande 1-kreisiges Perianth — *Koenigia* ist zweifellos von *Persicaria* Sect. *Cephalophilon* abzuleiten, kommt in diesem Falle also gar nicht in Frage — noch auch tritt hier, abgesehen höchstens von *Symmeria*, seriales Dédoublement von Staubgefäßen auf.

1) Walter l. c. p. 23, 55.
2) Lüders l. c. p. 15 u. 19.

Von besonderem Interesse ist, wie schon hervorgehoben, der Umstand, daß ein so fest gefügter Blütenbauplan wie es der trimere (vom *Rheum*-Typus) im allgemeinen zweifelsohne ist, in den bei den Dikotylen vorherrschenden 5-zähligen — pentamer im weitesten Sinne, also auch sog. 2 + 3-Zähligkeit — übergeht. Denn daß das Polygoneen-Diagramm einen Übergang vom trimeren zum pentameren Bau darstellt, ist wohl zweifellos. Das Polygoneen-Diagramm steht nur deswegen bei den Dikotylen einzig da, weil es aus einer in allen Teilen trimeren Blüte mit dédoubliertem äußeren Staminalkreis hervorgegangen ist, weshalb sich das Vorkommen des einzelnen Stamens zwischen den Tepalen 3 und 5 erklärt.

Geht dagegen aus einer trimeren Blüte mit einfachem äußeren Staminalkreis durch Reduktion eine 5-zählige Blüte hervor (*Pterostegia* u. a., *Berberis*), so entspricht sie einem bei den Dikotylen öfters vorkommenden Typus, wie ihn die *Urticales* [1]) zeigen, also einer Blüte mit 5 epipetalen Staubgefäßen. Nebenbei muß jedoch bemerkt werden, daß öfters eine derartige Blüte (z. B. bei Chenopodiaceen [2]), Portulacaceen [3]) u. a.) nicht aus einer trimeren, sondern aus einer vollkommen pentameren Blüte durch Abort des äußeren Staminalkreises entstanden ist; auch kann sie durch Reduktion aus einer haplostemonen vollkommen hexameren Blüte entstehen, wie es offenbar bei den Santalaceen [4]) und Loranthaceen [5]) der Fall ist. Alle diese Fälle zeigen, daß man bei der Annahme von Verwandtschaften auf Grund (anscheinend) übereinstimmenden Blütenbauplanes sehr vorsichtig sein muß.

Beachtenswert ist die Tatsache, daß Abort eines äußeren Tepalums einer trimeren Blüte Abort eines davor stehenden Staubgefäßes im Gefolge hat, wenn der betreffende Staminalkreis einfach ist (*Pterostegia*, *Berberis*, Santalaceen, Loranthaceen); zweifelsohne ist dieser Abort durch die Änderung in der Stellung der Tepalen und die dadurch bedingte Änderung der Raumverhältnisse veranlaßt. Ist dagegen der äußere Staminalkreis dédoubliert, so arbortiert bei der gleichen Reduktion im Perianth das zugehörige dédoublierte Stamen nicht, sondern es unterbleibt nur das Dédoublement, gleichfalls infolge Platzverminderung durch das Zusammenschließen der Blütenteile. Dieser höchst bemerkenswerte Fall kommt meines Wissens nur bei den Polygonaceen vor.

---

1) Eichler, Blütendiagramme l. c., Engler in Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam. III. 1. p. 61, 101.

2) Volkens in Engler-Prantl l. c. III. 1 a. p. 44. Eichler l. c. II. p. 77 ff.

3) E. Franz l. c.

4) Eichler l. c. II. p. 537.

5) Eichler l. c. II. p. 547.

B. Plastik der Blüten.

1. Perianth.

Die Blüte der Polygonaceen ist (im typischen Falle) homoiochlamydeïsch und durch 2 Perianthkreise ausgezeichnet; die Tepalen sind am Grunde mehr oder weniger mit einander zu einem Rezeptakulum[1]) verwachsen. Der Grad der Verwachsung ist sehr verschieden: bei *Lastarriaea* wohl am stärksten, wo das pergamentartige, einem Involukrum von *Chorizanthe* sehr ähnliche Perianth zylindrisch ist und nur relativ kurze Tepalen in Form von ± hakig zurückgebogenen spitzen Zipfeln besitzt. Sehr gering ist die Verwachsung bei Arten von *Eriogonum* (z. B. *E. niveum* Dougl., *sphaerocephalum* Dougl., *crenulatum* Parry, *Abertianum* Torr., *dichotomum* Dougl. u. a.), während sie bei anderen Arten bis zur Mitte geht (z. B. *E. ciliatum* Torr.); sehr gering ist sie ferner bei *Antigonon*, *Symmeria*, *Polygonella americana* Small, *Atraphaxis*-Arten u. a. Sonst sind die Tepalen meist bis zu $\frac{3}{4}$ frei.

Die Größe des Perianths ist ziemlich verschieden: die kleinsten Blüten kommen bei *Oxytheca* vor (*O. luteola* Parry und *O. dendroidea* Nutt. mit 0,8 mm langem Perianth), *Pterostegia drymarioides* C. A. Mey. (ca. 1 mm), *Nemacaulis Nuttalii* Benth. (ca. 1,5 mm lang) und *Rumex*; die vorherrschende Länge beträgt 3 mm; die größten besitzen *Oxygonum fruticosum* U. D. (12—13 mm), *O. alatum* Burch. (6 mm), ferner *Antigonon*, *Podopterus* (6 mm); gelegentlich kommen bei kleinblütigen Gattungen auch großblütige Arten vor [z. B. *Persicaria tinctoria* (Lour.), *P. orientalis* (L.)].

Größeres Interesse beansprucht die Ausbildung des Perianths. Während es bei vielen Arten einer Gattung unansehnlich, kelchartig ist (z. B. *Polygonum*-Arten), zeigen andere Spezies eine korollenartige Ausbildung (z. B. die rotblühenden *Persicaria orientalis* (L.), *P. tinctoria* (L.); in besonderem Maße ist dieses der Fall bei *Eriogonum*, wo neben rotblühenden Formen solche mit lebhaft gelbgefärbten oder schwarzroten Blüten häufig sind, ferner besitzen die *Antigonon*-Arten rosa bis rote Blüten, manche *Coccoloba*-Arten rötliche, viele *Muehlenbeckia*-Spezies (z. B. *M. polybotrya* Msn.) gelbe Blüten; von *Rheum*-Arten ist *Rh. palmatum* L. durch lebhaft rotgefärbte Blüten gegenüber den übrigen meist weiß oder gelblich blühenden Arten ausgezeichnet.

Sehr eigenartig ist das schon erwähnte pergamentartige Perianth von *Lastarriaea* ausgebildet, das einem Involukrum von *Chorizanthe* sehr ähnlich ist.

Mit dem Auftreten von Diklinie ist fast stets eine verschiedenartige Ausbildung des Perianths verbunden. Wie besonders *Harfordia*, *Polygonella*

1) Rezeptakulum im Sinne Koehnes und Velenovskys als Produkt von Blütenphyllomen aufgefaßt.

und vor allem *Rumex* zeigen, sind die männlichen Blüten bedeutend kleiner als die weiblichen und unterliegen nach der Anthese keinen Veränderungen. Die Tepalen der männlichen Blüte von *Emex* sind gleichartig ausgebildet, die der weiblichen sind fast holzig, und die äußeren laufen in dornige Spitzen aus. Bei *Rumex* vergrößern sich bei den weiblichen Blüten nach der Befruchtung die inneren Tepalen (valvae) ganz bedeutend und werden in vielen Fällen ± lederartig (Arten der Sect. *Lapathum*), in anderen trockenhäutig (Sect. *Acetosa*); nur bei *R. Acetosella* L. tritt eine kaum merkliche Veränderung ein; zugleich entwickeln sich die vor der Anthese sehr schwach ausgebildeten Schwielen ganz bedeutend (die meisten Arten der Sect. *Lapathum*). In gleicher Weise findet auch bei *Polygonella* zum Teil eine Vergrößerung der inneren Tepalen im Interesse der Samenverbreitung statt. Bei *Muehlenbeckia* ist das Perianth der weiblichen Blüte ± lederartig.

Die ♀ Blüte von *Ruprechtia* zeigt eine starke Reduktion der inneren Tepalen, die sogar ganz verschwinden können (*R. apetala*), wohingegen sie in der ♂ Blüte kaum oder nur wenig kleiner sind als die äußeren; während diese hier ± rundlich sind, sind sie in der ♀ Blüte lanzettlich. Ganz ebenso verhält sich *Triplaris*, nur daß hier nie Abort der inneren Tepalen stattfindet. Diese verwachsen in seltenen Fällen im basalen Teil mit den Rändern zu einer Röhre, die bei *T. guayaquilensis* Wedd. wenig bei *T. siphonopetala* H. Groß n. sp. aber sehr auffallend stark ausgebildet ist. Beide Gattungen stimmen darin überein, daß die äußeren Tepalen der weiblichen Blüten nach der Befruchtung zu langen trockenhäutigen netzadrigen Flügeln auswachsen[1]).

Die Tepalen der ebenfalls diözischen *Symmeria* sind bei der männlichen Blüte gleichartig ausgebildet, die äußeren sind nur etwas kleiner; bei der weiblichen Blüte sind die inneren dem Fruchtknoten angedrückten Tepalen dick lederartig, während die äußeren etwas kleineren Tepalen von schwächerer Konsistenz sind.

Vor allem sind von Interesse die oben schon zum Teil erwähnten Veränderungen, die das Perianth nach der Befruchtung erleidet[2]). Eine Vergrößerung der inneren Tepalen findet statt bei *Polygonella* zum Teil, *Atraphaxis*, *Rumex*, *Symmeria*, ein Auswachsen der äußeren bei *Triplaris*[1]) und *Ruprechtia*, eine besonders auffallende Vergrößerung aller Tepalen bei *Antigonon* und *Coccoloba* Sect. *Campderia* Lindau.

Seltener geschieht es, daß das Perianth an der Frucht fleischig wird; während dieses bei *Persicaria* nur von wenigen Arten der sect. *Cephalo-*

---

1) Die Früchte haben infolgedessen (äußerlich) große Ähnlichkeit mit denen mancher Dipterocarpaceen.

2) Genaueres in DAMMER, Die Verbreitungsausrüstungen der Polygonaceen, in ENGLERS Bot. Jahrb. 15 (1893) p. 260—285.

philon [z. B. *P. chinensis* (L.)] und *Aconogonon* bekannt ist, kommt es bei *Muehlenbeckia* gewöhnlich vor. Ein Zurückschlagen der äußeren Tepalen nach der Anthese findet statt bei *Rumex*, *Rheum*, *Oxyria*, *Polygonella americana* Small u. a., *Thysanella* Gray und den *Atraphaxidinae*.

Hinsichtlich der Form der Tepalen bestehen, abgesehen von den diklinen Arten, nur unbedeutende Verschiedenheiten. Meist sind sie oval, spitz oder abgerundet, in anderen Fällen rundlich oder mehr lanzettlich bzw. länglich, selten (*Antigonon*, *Eriogonum*-Arten) herzförmig. Bei *Thysanella* Gray sind die inneren wimperig gefranst, bei *Chorizanthe fimbriata* Nutt. und *Ch. laciniata* Torr. alle. Die Arten von *Polygonum* sect. *Paronychioides* H. Groß haben auf dem Rücken der äußeren Tepalen dicht unter der Spitze einen kleinen Sporn.

Nicht selten sind die äußeren Tepalen sowie ein inneres auf dem Rücken ± geflügelt: *Fagopyrum* (Tourn.) Moench sect. *Tiniaria* Msn., ferner *Pleuropterus* Turcz., *Brunnichia* Banks (nur am Grunde), *Podopterus* H. B. K.

2. Receptaculum und Receptaculareffigurationen.

Da der Grad der Verwachsung der Tepalen innerhalb der Familie verschieden ist, kommt ein eigentliches Rezeptakulum nicht bei allen Polygonaceen vor. Am häufigsten ist es ± trichterförmig (viele Eriogonoideen, *Polygonum*-, *Muehlenbeckia*-Arten, *Coccoloba*, *Podopterus*), in vielen Fällen becherartig (viele *Polygonum*- und *Persicaria*-Arten, *Calligonum*, *Oxytheca*, *Chorizanthe*, *Muehlenbeckia*-Arten, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Triplaris*, *Ruprechtia*, *Coccoloba*-Arten) und zylindrisch (*Polygonum tubulosum* Boiss., *P. polycnemoides* J. et Sp., *Oxygonum*, *Emex*). Hiervon sind einige Fälle besonders beachtenswert.

Das Rezeptakulum von *Antigonon* ist wie die Innenseite des Perianths mit ziemlich großen weißlichen, kurz gestielten kugeligen Drüsen besetzt an der Frucht wird es korkartig bis fast holzig. Besonders ist dieses auch bei *Brunnichia* der Fall.

Oxygonum ist dadurch bemerkenswert, daß das zylindrische Rezeptakulum fleischig oder lederartig ausgebildet und so dem Perianth gegenüber scharf differenziert ist und schließlich, oft in drei dornige Fortsätze auswachsend, die meistens schon vor der Anthese als kleine Höckerchen vorgebildet waren, die Frucht sehr fest umschließt, während das Perianth im Gegensatz zu den anderen Polygonaceen vertrocknet und gewöhnlich schließlich abfällt. Hier zeigt das Rezeptakulum große Ähnlichkeit mit dem Anthokarp der Nyctaginiaceen.

Bei der Fruchtentwicklung vergrößert sich das Rezeptakulum auch bei *Coccoloba*, ferner bei *Triplaris* und *Ruprechtia*; es wird hier ± lederartig bzw. membranös. Bei einer Reihe von Arten treten drüsige rundliche Gebilde auf, die, meistens interstaminal, seltener instrastaminal

(*Rheum*), mit den Staubgefäßen alternieren; entweder sind es ebenso viele wie Staubgefäße (der gewöhnliche Fall) oder weniger. Sie wurden bei *Rheum-*, *Persicaria-*, *Fagopyrum-*, *Antigonon* -und *Muehlenbeckia*-Arten gefunden; im allgemeinen treten sie innerhalb einer Gattung nicht durchweg bei allen Arten auf, bei *Persicaria* z. B. fehlen sie den Sect. *Cephalophilon*, *Echinocaulon* und *Aconogonon*. *Antigonon leptopus* Hook. et Arn. ist dadurch bemerkenswert, daß diese Rezeptakulareffigurationen ± lang zäpfchenförmig sind und Rudimente von Staubgefäßen vortäuschen. Für solche hat sie auch Döll [1]) (wenigstens bei *Persicaria* und *Fagopyrum*) gehalten; wie aus den diagrammatischen Verhältnissen hervorgeht, ist Dölls's Ansicht nicht beizutreten, wie auch Eichler [2]) die genannten Effigurationen für nichts anderes als Diskusbildungen hält.

Im Rezeptakulum sind die Stamina inseriert; nach der Höhe der Insertion erscheinen sie in vielen Fällen perigyn (*Polygonum*, *Persicaria*, *Calligonum*-Arten, *Fagopyrum*, viele Eriogonoideen, wie z. B. *Eriogonum*-Arten, *Chorizanthe*, *Harfordia*, *Nemacaulis*, *Hollisteria*, ferner bei *Coccoloba*, *Podopterus*, *Brunnichia*), in anderen epigyn (z. B. *Lastarriaea*, *Oxygonum fructicosum* U. D., *O. salicifolium* U. D.), oder sonst fast hypogyn (*Calligonum*, *Antigonon*).

3. Pericladium und Blütenstiel.

Die Polygonaceen sind auch dadurch charakterisiert, daß ihre Blüten vom Stiel abgegliedert sind; nur bei *Lastarriaea* ist eine Gliederung nicht zu konstatieren, ebenso bei *Polygonum cognatum* Msn., *Polygonum* sect. *Pseudomollia* Boiss. und *Duravia* (Wats.), wo nachweislich eine sekundäre Verwachsung des Rezeptakulums mit den Blütenstielen stattgefunden hat, da alle anderen *Polygonum*-Arten abgegliederte Blüten besitzen. Diese Gliederung, die ja im Pflanzenreiche nicht eben häufig ist, wird dadurch bedingt, daß das Perianth allein nach der Anthese nicht abfällt; mit der Artikulation steht die postflorale Veränderung des Perianths bei dem größten Teil der Polygonaceen im Interesse der Verbreitung der Früchte in ursächlichem Zusammenhang: bei der Fruchtreife lösen sich einfach die ganzen Blüten mit dem als Flug- oder Haftorgan oder fleischig ausgebildeten Perianth ab.

In sehr vielen Fällen erscheint der Blütenstiel in größerer oder geringerer Entfernung vom Rezeptakulum gegliedert; in Wirklichkeit handelt es sich hier nicht um ein einheitliches Organ, wie die älteren Autoren angenommen haben. Es geht dieses aus zwei Befunden mit Sicherheit hervor.

Wo bei einer Blüte Vorblätter vorhanden (Polygonoideen, Coccoloboi-

1) Döll, Flora v. Baden II. p. 582.
2) Eichler, Blütendiagramme II, p. 74.

deen) oder Tragblätter an den Blütenstielen hinaufgewachsen sind (*Harfordia*, *Pterostegia*), zeigt es sich, daß diese stets unterhalb der Artikulation inseriert sind, was ganz besonders schön bei *Harfordia* und *Pterostegia* zu sehen ist, bei denen die Tragblätter bis zur Artikulation hinaufgerückt sind. Sind einzelne Tepalen auf dem Rücken geflügelt, so geht diese Flügelleiste nur bis zur Artikulationsstelle herunter (*Podopterus*, *Fagopyrum* sect. *Tiniaria*, *Pleuropterus*). Aus beiden Befunden folgt, daß nur der Teil unterhalb der Artikulationsstelle Blütenstiel ist, der Teil oberhalb derselben gehört zur Blüte und ist ein stielförmig ausgezogener Teil des Perianths bzw. des Rezeptakulums. Velenovsky[1]) hat ein derartiges Gebilde mit Recht mit einem besonderen Namen belegt und als Pericladium bezeichnet.

Die Verbreitung des Pericladiums ist eine sehr ungleiche und öfters nicht für ganze Gattungen, wohl aber für Artengruppen konstant. Bei den Eriogonoideen kommt ein Pericladium, und zwar in nicht sehr typischer Ausbildung, nur einigen *Eriogonum*-Arten (z. B. *E. Bakeri* Greene, *E. saxatile* Wats.) zu.

Sehr verbreitet ist es bei den Polygonoideen; hier kommt es bei *Rheum*, *Rumex*, *Oxyria*, *Calligonum*, *Atraphaxis*, *Pteropyrum* allgemein vor; innerhalb der Gattung *Polygonum* tritt es bei einer Anzahl Arten konstant auf (mit *P. corrigioloides* J. et Sp. und *plebejum* R. Br.), ferner bei *Fagopyrum*, *Pleuropterus*, bei *Persicaria* sect. *Aconogonon* meistens wenig ausgeprägt, noch weniger bei Sect. *Tovara*.

Von den Coccoloboideen sind *Antigonon*, *Podopterus* und *Brunnichia* durch ein sehr langes Pericladium ausgezeichnet, kürzer ist es bei *Ruprechtia* und *Triplaris*, wo es besonders bei den weiblichen Blüten deutlich ist. *Podopterus* ist dadurch gekennzeichnet, daß die Flügelleisten ebenso wie z. B. bei *Pleuropterus* auf das Pericladium hinablaufen. Bei *Brunnichia* verbreitern sich eine (*B. cirrhosa* Banks.) oder zwei (*B. africana* Welw.) sehr schwach am Grunde des Perianths ausgebildete Leisten am Pericladium zu breiten Flügeln. Auch in diesen Fällen handelt es sich um Verbreitungsausrüstungen. Die Länge des Pericladiums übertrifft die des eigentlichen Perianths gewöhnlich nicht oder nur wenig, beträgt daher im allgemeinen 1—4 mm, bei *Podopterus* dagegen ca. 10 mm, bei *Antigonon* 4—6 mm, nur bei vielen *Rumex*-Arten (z. B. *R. Lunaria* L., *R. Gmelini*, *R. tuberosus* L.) ist es länger, ebenso bei *Brunnichia africana* Welw., wo es bis 13 mm erreicht.

Über den Blütenstiel ist wenig zu sagen. Wo ein Pericladium vorhanden ist, ist er im allgemeinen ziemlich kurz, was aber auch bei Blüten ohne Pericladium (z. B. *Oxytheca*, *Polygonum* zum Teil) der Fall sein kann. Sitzend oder fast sitzend sind die Blüten z. B. bei *Polygonum*

---

1) Velenovsky, Vgl. Morphologie III, p. 1006 und Die gegliederten Blüten, Beih. Bot. Zentralbl. 1904, p. 110.

molliiforme Boiss., *P. Bornmülleri* Litw., *P. paronychioides* C. A. Mey., *P. Mezianum* H. Gr. n. sp., *P. myriophyllum* H. Gross n. sp., *P. Englerianum* H. Gross n. sp., *P. tubulosum* Boiss., *P. polycnemoides* J. et Sp., *P. dumosum* Boiss., *P. aridum* Hausskn. u. a.

Eigentümlich ist das Verhalten des Blütenstiels bei *Chorizanthe*-Arten; hier ist er bei der jungen Blüte gerade, nach der Befruchtung verlängert er sich jedoch ziemlich beträchtlich und bildet, da die Blüte aus dem Involukrum nicht heraustreten kann, eine kurze Schlinge.

Bei *Rumex*, *Polygonella* und *Atraphaxis* ist der Blütenstiel oft ± gekrümmt, bei *Rumex bucephalophorus* L. blasig aufgetrieben und später verholzt.

4. Androeceum.

Wie im diagrammatischen Teil nachgewiesen wurde, ist das Andröceum zweikreisig. Es ist schon darauf hingewiesen, daß die beiden Kreise in vielen Fällen nur undeutlich von einander geschieden sind (z. B. viele *Eriogonum*-Arten, *Oxytheca*, *Hollisteria*, *Centrostegia*, *Chorizanthe*, *Oxygonum*, *Calligonum*, *Atraphaxis*, *Coccoloba*, *Triplaris*, *Muehlenbeckia*-Arten, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Ruprechtia*); es ist dieses einmal dann der Fall, wenn das Perianth tiefgeteilt ist, zweitens wenn die Stamina am Grunde verwachsen sind.

Eine solche basale Verwachsung der Filamente ist in besonderem Maße bei *Chorizanthe*, *Coccoloba*, *Antigonon*, *Brunnichia* und *Podopterus* vorhanden.

In vielen Fällen dieser Art ergibt sich die Existenz zweier Staminalkreise außer durch vergleichende diagrammatische Betrachtung aus der Verschiedenheit in der Ausbildung der Stamina.

Im allgemeinen sind die Filamente des inneren Staminalkreises deutlich länger (*Eriogonum*-Arten, *Hollisteria*, *Atraphaxis*, *Calligonum, Pteropyrum*; *Oxygonum*, *Coccoloba*, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Podopterus*, ferner *Polygonella*), zugleich tritt dabei häufig stärkere Verbreitung des Filamentes auf (z. B. *Polygonella*, *Atraphaxis*). Diese Verschiedenheiten in der Ausbildung finden sich natürlich auch da, wo die Staminalkreise deutlich von einander geschieden sind (z. B. *Polygonum*).

Alle Polygonaceen besitzen Stamina mit dithecischen Antheren, die vorherrschend introrS sind; nur bei *Polygonum, Persicaria* und *Bistorta* sind bekanntlich die Antheren des inneren Staminalkreises extrors.

Bezüglich der Ausbildung der Antheren bestehen nicht erhebliche Differenzen bei den einzelnen Gattungen; sie sind im allgemeinen elliptisch oder oval, seltener länglich (*Hollisteria*, *Chorizanthe*, *Symmeria*, *Podopterus*, *Rheum*, *Rumex*). Die Thecae springen mit je einem Längsriß auf, der entweder genau seitlich (z. B. *Rumex*) oder etwas nach innen zu liegt (z. B. *Polygonum*, *Brunnichia*).

Gewöhnlich sind die Thecae durch ein kurzes schmales Konnektiv verbunden, an dessen unteres Ende sich das oben ± plötzlich verschmälerte Filament ansetzt; es handelt sich also vorzugsweise um versatile Antheren. Eine Abweichung bieten *Rheum*, *Rumex*, *Emex* und *Podopterus* insofern, als das Konnektiv hier länger ist; im ersten Falle sind die Thecae dem Konnektiv fast der ganzen Länge nach angewachsen, bei *Rumex* nur im unteren Teile und zwar auf $^1/_2$—$^3/_4$, bei *Emex* auf $^1/_2$; bei *Podopterus* sind die Thecae im oberen Teil auf ca. $^3/_4$ ihrer Länge dem Konnektiv angewachsen. Bei *Rumex* inseriert sich das oben auf eine ganz kurze Strecke stark verschmälerte Filament am unteren Ende des Konnektivs, was auf Anemophilie hindeutet.

Von weiteren Abweichungen ist nur noch *Symmeria* zu erwähnen, wo das Ende des Filaments direkt in das kurze aber breite Konnektiv übergeht, das die beiden länglichen Thecae in ihrer oberen Hälfte verbindet, so daß die Thecae nach dem Verstäuben unten aus einander spreizen.

Das Filament ist im allgemeinen kürzer als das Perianth [Ausnahme: *Persicaria Hartwrightii* (Gray), *Bistorta*, *Chorizanthe staticoides* Bth., *Triplaris*-Arten wie z. B. *T. brasiliana* Cham., *Muehlenbeckia*-Arten z. B. *M. polybotrya* Msn.]. Es ist entweder fadenförmig (*Chorizanthe*, *Eriogonum*, *Oxytheca*, *Muehlenbeckia*-Arten, *Triplaris* usw.) oder nach dem Grunde zu verbreitert (*Polygonella, Polygonum*, *Atraphaxidinae*); bei *Polygonella* ist die sehr stark blattartig verbreiterte Basis oft mit zwei kurzen ± deutlichen Lappen versehen. Dick, rundlich sind die Filamente z. B. bei *Rheum*, *Pleuropterus*, *Coccoloba*-Arten u. a.

Gelegentlich kommt eine Behaarung der Filamente vor, gewöhnlich im unteren Teil (*Eriogonum*-Arten wie z. B. *E. Bakeri* Greene, *E. affine* Bth., *E. arborescens* Greene, *E. flavum* Nutt., *E. sphaerocephalum* Dougl.) oder als kleines Büschel an der Basis (*Oxygonum*, *Chorizanthe*-Arten, *Calligonum*, *Pteropyrum*), seltener ist das ganze Filament behaart (z. B. *Eriogonum andinum* Nutt.).

Zwei Eigentümlichkeiten mancher Filamente verdienen noch erwähnt zu werden. Bei *Chorizanthe* und *Centrostegia* sind die Filamente in der Knospe ein- oder auch oft zweimal geknickt.

Die Filamente der *Rheum*-Arten sind sehr kurz; nach dem Verstäuben verlängern sie sich aber auf das 2—3-fache ihrer ursprünglichen Länge.

5. Pollen.

Der Pollen aller Eriogonoideen und Coccoloboideen ist oval oder elliptisch bzw. kugelig und besitzt 3 nicht ganz bis zu den Polen verlaufende Furchen mit je einem Porus in der Mitte. Unter den Polygonoideen ist er bei den *Rumiceae*, *Oxygoninae* und *Atraphaxidinae* ebenso gestaltet. Innerhalb der Gruppe der *Polygoninae* kommt Dreifurchenpollen vor bei *Pleuropterus, Polygonum*, *Bistorta*, *Fagopyrum*, *Polygonella*, *Thysanella*.

Selten treten ausnahmsweise 4 Furchen (z. B. *Rumex*, *Oxyria*) oder, wie schon FISCHER[1]) beobachtet hat, noch mehrere zu den Hauptfurchen nicht parallele Nebenfurchen auf (z. B. *Rumex nepalensis*, *R. aquaticus*).

Persicaria und *Koenigia* dagegen weichen von allen anderen Polygonaceen durch den Besitz von Porenpollen ab; die Zahl der Poren, die in den Maschen eines die Exine überziehenden erhabenen Netzwerks liegen, beträgt normal 15—30, bei *P. hydropiperoides* ca. 8. Dagegen besitzt *Persicaria* sect. *Aconogonon*, eine Gruppe, die ich vorläufig noch zu *Persicaria* gestellt habe, Dreifurchenpollen. Porenpollen (mit ca. 7—12 Poren ohne erkennbare regelmäßige Anordnung) findet sich bei *Koenigia*, was bei der Konstanz der Pollenformen mit ein Beweis dafür ist, daß diese Gattung von *Persicaria* (Sect. *Cephalophilon*) abzuleiten ist.

Beim Porenpollen ist, wie schon erwähnt, die Exine mit einem erhabenen Netzwerk überzogen; selten (bei *P. hydropiperoides* (Michx.) ist sie stachelig. Der Dreifurchenpollen besitzt fast stets eine fein gekörnelte oder fast glatte Exine; nur bei *P. polygaloides* Msn., *P. Paronychia* Cham., *P. Shastense* Brewer, ist die Exine dicht warzig. Die Furchen sind meistens schmal und laufen nach beiden Enden spitz zu. Jedoch kommt bei *Polygonum* (z. B. *P. Paronychia*) auch der Fall vor, daß die Furchen kurz und oval sind und zwischen sich nur relativ schmale Zonen der stark verdickten und daher hier leistenartig erscheinenden Exine und an den Enden große Polfelder freilassen.

Das Auftreten zweier so sehr verschiedener Pollenformen innerhalb eines eng geschlossenen Verwandtschaftskreises ist etwas sehr Merkwürdiges und hat schon lange die Aufmerksamkeit vieler auf sich gelenkt.

Nach den Untersuchungen von FRANZ[2]) ist der Dreifurchenpollen (der Portulacaceen) von der Form, wie er bei den Polygonaceen vorkommt, von Porenpollen (speziell Dodekaederform) abzuleiten. Bei den Polygonaceen ist aber — ganz abgesehen davon, daß typischer Dodekaederpollen nicht nachzuweisen war — eine solche Ableitung innerhalb der in Frage kommenden (rezenten) Formenkreise, d. h. *Persicaria* und *Polygonum* nebst *Bistorta* und *Fagopyrum*, nicht gut möglich, da *Persicaria* morphologisch auf einer höheren Ausbildungsstufe steht als die genannten anderen Gattungen. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß hier der Pollen eine umgekehrte Entwicklung durchgemacht hat, indem nach Zurücktreten der Furchen (cfr. *P. Paronychia* usw.) eine Vermehrung der Porenzahl eintrat [cfr. *P. hydropiperoides* (Michx.) mit wenigen Poren]; daß ein solcher Vorgang sehr wohl möglich ist, zeigt das Auftreten von Nebenfurchen bei *Rumex*, außerdem besteht ja, wie FRANZ gezeigt hat, zwischen Furche

1) FISCHER, Beitr. zur vergl. Morphologie der Pollenkörner. Breslau 1890. Diss. p. 57 ff.

2) FRANZ, Beitr. Kenntn. Portulac. und Basell. Diss. Halle 1908.

und Pore hier nur ein gradueller Unterschied. Aus diesem Grunde habe ich *Aconogonon* trotz des Dreifurchenpollens nicht von *Persicaria* getrennt, zumal auch die Gattung *Drymaria*[1]) durch verschiedene Pollenformen ausgezeichnet ist.

6. Ovar.

Im Gynöceum herrscht in der ganzen Familie der Polygonaceen eine große Übereinstimmung: das Ovar ist aus 3, seltener 2, sehr selten (*Calligonum*) aus 4 verwachsenen Karpiden gebildet, unilokular, mit 3 freien oder zum Teil mit einander verwachsenen über den Kanten stehenden (carinalen) Griffeln, mit 1 basalen, orthotropen oder seltener zunächst anatropen, schließlich orthotropen Ovulum mit 2 Integumenten.

Gewöhnlich ist das innere Integument etwas länger als das äußere. Der Funikulus ist im allgemeinen kurz und dick, nur bei *Antigonon*, *Brunnichia*, *Podopterus* und *Leptogonum* ist er stark verlängert. Da bei den zuletzt genannten Gattungen die Vergrößerung der Fruchtknotenhöhlung mit dem früher einsetzenden Längenwachstum des Funikulus nicht gleichen Schritt hält, erfolgt eine Krümmung des Funikulus, so daß das Ovulum anatrop wird; sowie aber der Fruchtnoten fertig ausgebildet ist, wird das Ovulum atrop, indem sich der Funikulus, der sein Wachstum früher eingestellt hat, streckt. Demgemäß darf man auf dieses Verhalten nicht zu viel Gewicht legen, es handelt sich hier offenbar um einen abgeleiteten Zustand.

Dieses ist auch der Fall bezüglich der Tetramerie des Ovars von *Calligonum*, wie schon in einem früheren Abschnitt nachgewiesen wurde.

Häufiger ist Dimerie (*Polygonum*, *Persicaria*, *Oxyria*, *Atraphaxis*).

Fast stets ist der Fruchtknoten kahl; Behaarung kommt nur bei Arten von *Eriogonum* vor; papillös ist er bei *Hollisteria lanata* Wats.

Die Griffel stehen über den Kanten. Bei *Eriogonum*, *Oxytheca* und anderen Arten sind die recht langen Griffel anfänglich spiralig gekrümmt, sonst sind sie gerade.

Während sich bei den Eriogonoideen der Fruchtknoten in die Griffel verjüngt, sind diese bei Rumiceen an einem kurzen dem Fruchtknoten aufsitzenden Spitzchen, das von manchen Autoren fälschlich als Griffel angesehen wird (es fehlt nämlich bei *Rheum* und *Oxyria* bei sonstiger Übereinstimmung mit *Rumex*), seitlich inseriert, so daß sie wagerecht abstehen; dabei können sie auf eine kurze Strecke der Fruchtknotenkante anwachsen (*Rumex* Sect. *Acetosa*).

Bei den Polygoneen und Coccoloboideen sind die Griffel wieder terminal. Im allgemeinen fallen die Griffel bald ab, nur bei *Persicaria* sect. *Tovara*, wo sie sich bei der Fruchtreife hakig nach außen krümmen, und bei

---

1) Lüders l. c. p. 96.

einigen Arten von *Polygonum* persistieren sie. Zu erwähnen wäre noch, daß sie bei *Symmeria* äußerst kurz sind.

Hinsichtlich der Konfiguration der Narben herrscht ziemlich große Mannigfaltigkeit. Bei den Eriogonoideen sind sie kopfig, ebenso bei *Rheum*, den Polygoneen außer *Pleuropterus*, bei *Coccoloba* und *Muehlenbeckia* zum Teil. *Rumex* und *Oxyria* sind durch ± pinselförmige Narben ausgezeichnet, die sich zwischen den inneren Tepalen hindurchschieben und ausbreiten, eine klare anemophile Einrichtung. Bei *Emex* sind die Narben länglich, lappenförmig und gefranst, ähnlich bei *Muehlenbeckia* sect. *Eumuehlenbeckia* und sect. *Sarcogonum*.

Von ganz ähnlicher Form sind die Narben von *Pleuropterus*, was m. E. durchaus dazu nötigt, dieser bisher mit *Polygonum* vereinigten Gattung wieder eine selbständige Stellung zu geben, da bei *Polygonum* (im alten Sinn) nur kopfige Narben vorkommen; hier variiert die Form nur von der kopfigen bis zur pilzförmigen. *Antigonon*, *Coccoloba* (zum Teil), *Brunnichia*, *Symmeria*, *Triplaris* und *Ruprechtia* sind durch fast zungenförmige bzw. fadenartige Narben gekennzeichnet; bei *Brunnichia* ist sie gewöhnlich zweiteilig, bei *Symmeria* am Rande etwas gefranst, sonst papillös. Die postfloralen Veränderungen des Fruchtknotens sind am besten im folgenden Abschnitt zu besprechen.

Für *Brunnichia* geben Britton und Brown[1]) sowie Small[2]) unvollkommene Scheidewände an (2—3); nach meinen Untersuchungen an Herbarmaterial fehlen diese Scheidewände, wohl finden sich aber in der Frucht solche (unechte) Scheidewände, deren Entstehung im folgenden Abschnitt erklärt werden soll.

C. Früchte.

Die Frucht der Polygonaceen ist ein Achänium mit ± harter Testa. Bei Formen mit trimerem Ovar ist das Achänium 3-kantig (Eriogonoideen, *Atraphaxis*, *Polygonum*, *Polygonella*, *Persicaria* zum Teil, *Bistorta*, *Pleuropterus*, *Fagopyrum*, *Muehlenbeckia* zum Teil, *Symmeria*) oder mehr kugelig (*Coccoloba*, *Muehlenbeckia*, *Antigonon*), bzw. mehr eiförmig (*Brunnichia*, *Millspaughia*), bei solchen mit dimerem Ovar linsenförmig (*Persicaria* zum Teil, *Polygonum* sect. *Tephis*). Bisweilen kommt durch Fleischigwerden des Perianths eine beerenartige Frucht zustande [*Persicaria chinensis* (L.), *P. mollis* (Don), *Coccoloba*- und *Muehlenbeckia*-Arten]. Die Testa ist bald membranös, bald hornig. Im Interesse der Samenverbreitung treten an der Frucht selbst als postflorale Veränderungen öfters

1) Britton and Brown, Ill. Flor. North. U. S. Canada and the Brit. Poss. I, 1896. p. 569.

2) J. K. Small, Fl. Southeastern U. S. 1903, p. 382.

verschiedenartige Weiterbildungen auf[1]), vor allem flügeliges Auswachsen der Fruchtknotenkanten.

Einfache Flügel treten auf bei *Rheum*, *Oxyria* und *Pterogonum*; *Pteropyrum* ist dadurch merkwürdig, daß die Flügel über der Mitte durch einen bis zur Frucht selbst gehenden Einschnitt geteilt sind (Sect. *Orthocarya* J. et Sp.), wobei noch eine Drehung des ganzen oberen Teiles des Fruchtknotens stattfinden kann (Sect. *Streptocarya* J. et Sp.), so daß die Teile der Flügel alternieren.

Die Gattung *Calligonum* ist dadurch ausgezeichnet charakterisiert, daß die Fruchtknotenkanten, die wulstartig ausgebildet sind (cristae), in je zwei Flügel auswachsen, die (Sect. *Pterococcus*) ungeteilt bleiben und von einem Netzwerk verschieden starker Gefäßbündel durchzogen sind. Bei der Sect. *Eucalligonum* beschränkt sich die Membranbildung fast ganz auf den proximalen Teil, über den die Gefäßbündel zunächst als fast ganz freies, starres Maschenwerk hinausragen; sehr bald erfolgt teilweise Auflösung des Zusammenhangs in der Weise, daß die Frucht in ein dichtes Gewirr starrer faserartiger Stränge gehüllt ist. In der Sect. *Calliphysa* wird der geschilderte Vorgang weiter geführt, indem sich bei der Fruchtreife die ganze Oberhaut abhebt, so daß die Frucht außer von einer stachligen Faserhülle noch von einer blasigen Haut umgeben ist.

Sehr merkwürdig ist die Frucht von *Pteroxygonum* Dammer et Diels: das Achänium ist 3-kantig und besitzt an der Basis 3 Stacheln, an der Spitze 3 Flügel.

In einigen Fällen findet eine weitgehende Verbindung der Testa mit dem Perianth statt. Das Achänium der Gattung *Emex* wird durch das schließlich fast holzige Perianth fest eingeschlossen. *Oxygonum* unterscheidet sich dadurch, daß sich nur das anthokarpartige Rezeptakulum oben schließt; ferner bildet sich an jeder Kante des Achäniums ein höckerartiger spitzer Vorsprung aus, dem ein ebensolcher am Rezeptakulum entspricht, wobei dieser Vorsprung schließlich oft als ± langer Stachel ausgebildet sein kann (z. B. *O. salicifolium* U. D.); in anderen Fällen tritt dafür ein starkes flügeliges Auswachsen der Rezeptakularkanten ein, welch letzteres Verhalten aber für die Art nicht konstant zu sein braucht (*O. alatum* Burch.). Einige Ähnlichkeit mit *Oxygonum* hat *Pterogonum* H. Gross insofern, als die Kanten des Samens zu Leisten auswachsen, an die sich dann breite von der Testa gebildete Flügel anschließen.

Für die ganze Familie ist der Umstand bezeichnend, daß sich die Frucht nicht vom Perianth loslöst, weshalb die Abgliederung der Blüten erfolgt ist, so daß stets die Frucht mit der Blütenhülle abfällt.

Die Art und Weise, wie die Frucht vom Perianth eingeschlossen wird,

---

1) Genaueres hierüber in Dammers Arbeit »Die Verbreitungsausrüstungen der Polygonaceen« in Engler, Bot. Jahrb. 15 (1893), p. 260—285.

ist sehr verschieden. Daß in einigen Fällen scheinbare Verwachsung mit dem Perianth eintritt (*Emex, Oxygonum*), ist schon erwähnt.

Während bei den Eriogonoideen und den meisten Polygoneen, wo eine postflorale Veränderung der Blütenhülle nur unbedeutend ist, die Frucht von den zusammenneigenden Perianthblättern nur ± lose eingeschlossen wird, findet da, wo die postfloralen Veränderungen eine größere Rolle spielen, ein viel festerer Verschluß statt. Es geschieht dieses durch stärkere Ausbildung der inneren Tepalen, die sich fest den Fruchtflächen anlegen (*Rumex*, *Symmeria*), durch stärkere Ausbildung des ganzen Perianths (*Brunnichia*, *Antigonon*-, *Coccoloba*-Arten, *Triplaris*, *Ruprechtia*), sowie durch Fleischigwerden desselben (*Persicaria*-, *Muehlenbeckia*- und *Coccoloba*-Arten).

Wie schon lange bekannt ist, sind die Verbreitungsausrüstungen von großem Werte für die Systematik, da sie für die einzelnen Gattungen konstant sind. Die merkwürdige Ausbildung der Frucht bei einigen wenigen bisher zu *Eriogonum* gestellten Arten nötigt, sie von *Eriogonum* generisch zu trennen (*Pterogonum* H. Gross). *Emex* in die Verwandtschaft von *Oxygonum* zu stellen, erscheint mir nicht angebracht, da die Ähnlichkeit der Früchte doch nur eine äußerliche ist und noch andere Momente (Diagramm) gegen eine solche Annahme sprechen. Man kann höchstens daran denken, die *Oxygoninae* aus der Nähe von *Emex* abzuleiten. In einem späteren Abschnitte wird auf diese Verhältnisse des näheren zurückzukommen sein.

Die Ausbildung des Samens

bietet ebenfalls wertvolle Merkmale. Das Nährgewebe ist reichlich ausgebildet, mehlig (z. B. *Fagopyrum*) oder hornig (z. B. *Polygonum*). Über die Natur des Nährgewebes herrschte bisher große Unklarheit; die meisten Autoren schrieben den Polygonaceen implicite Perisperm zu, indem sie sie zu den Centrospermen stellten, die ja durch Perisperm charakterisiert sein sollen[1]) (Eichler[2]), Karsten[3]), Hallier[4]). Das Nährgewebe ist aber, wie Agardh[5]), Luerssen[6]), Frank[7]) und Small[8]) angeben und durch Untersuchung von *Rheum palmatum* von mir bestätigt wurde, Endosperm; nach den Untersuchungen von Lindau[9]) kommt auch bei *Coccoloba* Endosperm vor, so daß dieses sicher für die ganze Familie charakteristisch ist.

---

1) Amarantaceen, Portulaccaceen, Basellaceen und Caryophyllaceen sind aber anscheinend daraufhin noch gar nicht untersucht.

2) Eichler, Blütendiagramme II, 71.

3) Karsten in Strassburger, Jost, Schenck u. Karsten, Lehrb. Bot. 10. A. (1910) p. 477.

4) H. Hallier siehe die Zitate zu Abschnitt III B.

5) Agardh l. c.

6) Chr. Luerssen, Handb. Syst. Bot. II. 532.

7) Frank, Lehrb. d. Botan. II. Leipzig 1893 p. 300.

8) Small, Flora of the Southeastern United States (1903) p. 366.

9) Vgl. Dammer, Polyg. in N. Pfl.-Fam. l. c. p. 7.

Sämtliche Eriogonoideen und Polygonoideen sind durch nicht zerklüftetes Nährgewebe gekennzeichnet, während die Coccoloboideen (bis auf einige *Muehlenbeckia*-Arten wie *M. axillaris*, *M. Cunninghamii*) zerklüftetes Nährgewebe besitzen.

Die Zerklüftung des Nährgewebes ist von Lindau[1]) bei *Coccoloba* untersucht. Sie erfolgt in der Weise, daß das äußere Integument in meist 6 etwas schräge Längsrisse, die in Zweizahl an den Kanten das sich innen nach der Befruchtung vergrößernde parenchymatische Gewebe des Fruchtknotens durchziehen, hineinwachsen, worauf eine schnelle Vermehrung des Endosperms eintritt. Das Nährgewebe zerdrückt das Nucellargewebe und das innere Integument und läßt vom äußeren nur die äußere Zellschicht übrig, es folgt dann dem Wachstum des äußeren Integuments, bis alles schließlich vom Endosperm erfüllt ist. Die Reste des inneren Fruchtknotengewebes werden von den Rissen aus zusammengepreßt, so daß scheinbare Scheidewandrudimente (*Brunnichia*) entstehen; für diese Erklärung spricht besonders der Umstand, daß die sehr oft in 6-Zahl (wie Endospermlobi) auftreten.

Während bei *Muehlenbeckia* die Zerklüftung noch gering ist, erreicht sie bei *Brunnichia*, *Antigonon* und *Triplaris* einen sehr hohen Grad.

Bezüglich des Embryos herrscht ziemlich große Mannigfaltigkeit. Jedoch lassen sich die Verschiedenheiten nur zur Unterscheidung von Sect. benutzen, da bezüglich des Embryos öfters innerhalb einer Gattung große Differenz vorhanden sein kann, z. B. bei *Chorizanthe*, wo der Embryo entweder gerade und axil ist und eiförmige oder lineare Cotyledonen besitzt (Sect. *Orthosperma* Parry) oder aber exzentrisch und accumbent gekrümmt ist und kreisrunde Keimblätter besitzt.

Gewöhnlich ist der Embryo ± exzentrisch bis fast peripher (z. B. *Polygonum*), axil z. B. bei *Chorizanthe* z. T., *Pterogonum*, *Eriogonum* z. T., *Calligonum*, *Oxygonum*, *Fagopyrum* z. T., *Rheum*.

Was die Ausbildung der Cotyledonen betrifft, so ist nur zu erwähnen, daß sie bei *Fagopyrum* Sect. *Eufagopyrum* H. Gr. außerordentlich breit und daher gefaltet sind; da indessen nach Hemsley[2]) Übergänge zur gewöhnlichen Form vorkommen, ist auf das Verhalten von *Eufagopyrum* nicht so viel Gewicht zu legen als es bisher geschehen ist.

D. Morphologie der Vegetationsorgane und Inflorescenzen.

1. Wurzel.

Bei den 1-jährigen Arten (*Pterostegia*, *Nemacaulis*, *Hollisteria*, *Lastarriaea*, *Oxytheca*, *Eriogonum* z. T., *Centrostegia*, *Chorizanthe*, *Rumex*,

1) Vgl. Dammer, Polyg. in N. Pfl.-Fam. l. c. p. 7.

2) Forbes and Hemsley, Enum. of all the Pl. of China Proper, Formosa etc. in Journ. Linn. Soc. XXVI. 1891 p. 340, (*F. gracilipes* (Hemsl.) und *F. Gileslii* (Hemsl.).

Emex, *Polygonum* z. T. u. a. ist die Wurzel dünn, fast fadenförmig; zahlreiche mehrjährige Arten, abgesehen von den strauch- und baumförmigen Spezies, besitzen verholzte Wurzeln, die besonders bei Gebirgsarten sehr stark ausgebildet sind und ± tief in den Boden gehen; die Wurzelrinde ist dann faserig, oder blättert ab, der Wurzelhals ist ± verzweigt, wodurch Polsterwuchs bedingt wird. Beispiele hierfür sind *Polygonum paronychioides* C. A. Mey., *P. Libani* Boiss. *P. radicosum* Boiss., *P. thymiflorum* J. et Sp., *Eriogonum*-Arten wie *E. sphaerocephalum* Dougl., *E. caespitosum* Nutt. usw., chilenische *Chorizanthe*-Arten u. A.

Mehr oder weniger lange kriechende Rhizome kommen bei *Bistorta*-Arten (z. B. *Emodi* (Msn.), dicke fleischige Rhizome bei *Rheum* und *Rumex* (Sect. *Lapathum*) sowie bei *Bistorta vulgaris* Hill. vor, wo sie merkwürdig knieförmig gekrümmt sind (daher der Gattungsname).

Sehr merkwürdig sind die langen fadenförmigen, dicht unter der Erdoberfläche streichenden Wurzeln von *Rumex Acetosella*, die nach Beyjerinck[1]) die Wurzelhaube abwerfen und sich in eine Stammspitze umwandeln können.

Adventivknospenbildung kommt bei *Rumex* öfters vor.

2. Stamm.

Die Polygonaceen sind zum größten Teil Kräuter bzw. Stauden, zum kleineren Sträucher oder Bäume; relativ sehr groß ist die Zahl der Halbsträucher. Strauchartig sind die *Atraphaxidinae*, die starre, stark verzweigte Sträucher darstellen. Ferner gehört in diese Gruppe *Polygonum atraphaxoides* Thunbg., ein 0,20—0,50 m hoher Strauch Südafrikas, *Muehlenbeckia* mit zahlreichen schlingenden Arten, ferner *Antigonon, Brunnichia,* beides Schlingpflanzen mit kantigem Stengel und Sproßranken, *Podopterus*, ein mäßig hoher Strauch mit dicken, senkrecht zum Stamm gestellten, krummen dornigen Ästen, *Gymnopodium* sowie *Millspaughia* und *Ruprechtia,* letztere auch baumförmig.

Triplaris, *Symmeria* und *Coccoloba* sind ± hohe Bäume, von denen die erstgenannte bekanntlich myrmekophil[2]) ist. Hier sind nämlich die deutlich gegliederten Zweige hohl und besitzen an jedem Internodium unterhalb eines Knotens eine dünnwandige Stelle, die von den Ameisen durchnagt wird, um ins Innere des Zweiges zu gelangen.

Allgemein bekannt ist *Muehlenbeckia platyclada* F. v. M. durch die riemenförmigen phyllodischen Zweige.

Groß ist die Zahl der Halbsträucher. Hierhin gehören die chilenischen *Chorizanthe*-Arten, von denen *Ch. virgata* Bth. und *Ch. panniculata* Bth.

1) Verh. Akad. v. Amsterdam 1886 p. 41.

2) Weddell in Ann. Sci. nat. Bot. 3 sér. 13 (1849) p. 262, 263. Delpino, Funzione mirmecophile nel Regno vegetale III. (1889) p. 6—7.

durch Polsterwuchs ausgezeichnet sind; ferner viele *Eriogonum*-Arten, gleichfalls oft mit Polsterwuchs, wie z. B. *E. caespitosum* Nutt., *E. thymoides* Bth., *E. villiflorum* Gray usw., *Polygonum spinosum* H. Gr. n. sp., *P. dumosum* Boiss., *P. aridum* Hausskn., 10—20 cm hohe halbkugelige Büsche bildend, *Polygonum paronychioides* C. Mey. und Verwandte, *P. recumbens* Royle, *P. cognatum* Msn., *P. Paronychia* Cham. et Schl., *Bistorta Emodi* Msn., *B. vacciniifolia*, *Fagopyrum baldschuanicum* (Rgl.), eine Schlingpflanze, u. a.

Alle übrigen sind Kräuter oder Stauden von sehr verschiedenartigem Habitus. *Polygonum scoparium* Requ. ist ein ca. $1/2$ m hoher Halbstrauch mit rutenförmigen, stark gestreiften Zweigen mit blattlosen Ochreen, also einem Schachtelhalm täuschend ähnlich.

Sehr häufig ist knotige Ausbildung der Stengel (*Harfordia*, *Polygonum*, *Persicaria*, *Fagopyrum* u. a.).

Die Verzweigung ist bei den Polygonoideen und Coccoloboideen durchgängig monopodial. Unter den Eriogonoideen zeigt noch *Pterogonum alatum* (Torr.) H. Gr. zum Teil monopodiale Verzweigung, bei den übrigen Eriogoneen geht sie deutlich in eine »zymöse« über, indem im einfachsten Fall nach einem längeren Internodium immer (1-) 2-Internodia verkürzt werden, wodurch Scheinquirle entstehen; dazu kommt noch, daß die verschiedenen Zweige eines solchen Scheinquirls sich verschieden stark weiter entwickeln können. Verkürzen sich sämtliche Internodien, so entsteht ein dichter Polsterwuchs (z. B. *E. caespitosum* Nutt.).

Beisprosse sind fast ganz auf die Inflorescenzen beschränkt; bei *Brunnichia cirrhosa* kommt fast stets 1 Beisproß vor, nicht so häufig bei *Antigonon*. In größerer Zahl treten sie dagegen bei *Calligonum* auf, so daß büschelige Verzweigung zustande kommt, zumal die untersten Internodien der Zweige sich so stark verkürzen können, daß die sekundären Zweige aus der Hauptachse zu kommen scheinen.

Durch Anwachsen des unteren Teils der Zweige an den Stengel entsteht eine »internodale« Verzweigung: während bei *Thysanella fimbriata Gray* (Fig. 123) die Verwachsung noch nicht ganz vollständig ist, indem gewöhnlich eine flache Rinne am Stengel die Verwachsungsstelle kennzeichnet, ist sie, wie schon Small[1]) beobachtet hat, bei *Polygonella* (Fig. 121) und *Oxygonum* (z. B. *O. salicifolium* Dammer) vollständig.

Zweigdornen finden sich bei *Podopterus mexicanus* H. B. K., *Polygonum dumosum* Boiss., *P. salicornioides* J. et Sp., besonders stark ausgebildet bei *P. spinosum* H. Gr. n. sp., ferner bei *Atraphaxis*.

Kurztriebe kommen bei *Pteropyrum* und *Podopterus* vor. Die Stengel und Zweige von *Eriogonum inflatum* Torr., *E. atrorubens* Torr. u. a. sind unter den Knoten sehr oft blasig aufgetrieben.

1) Small in Bull. Torr. Bot. Club. 24 (1897) n. 1, p. 47—48, mit Fig.

3. Blatt.

a. Stellung.

Die Blattstellung ist stets wechselständig bei den Polygonoideen und Coccoloboideen, bei den Eriogonoideen sind die Hochblätter quirlig (die meisten Eriogoneen sowie die *Hollisteriinae*) bzw. gegenständig (*Harfordiinae*), die Stengelblätter und Grundblätter dagegen wechselständig, selbst bei den Arten, wo sie sehr dicht gedrängt stehen, so daß man quirlige Blattstellung vermuten könnte; DAMMER[1]) ist also im Unrecht, wenn er von »Dreierquirlen« spricht.

Vielfach ist eine Rosette von Grundblättern vorhanden, und zwar vorwiegend bei einjährigen Arten der Eriogonoideen (*Hollisteria*, *Nemacaulis*, *Lastarriaea*, *Oxytheca*, manche *Eriogonum*-Arten wie *E. spergulinum* Gray, *Centrostegia*, *Chorizanthe* zum Teil).

Die Divergenz beträgt $^2/_5$. Bei *Muehlenbeckia platyclada* F. v. M. $^1/_2$, ebenso bei den *Harfordiinae* (auch bezüglich der Hochblätter).

b. Ausbildung der Blätter.

α. Laubblätter.

αα. Lamina.

Die Blätter der Polygonaceen sind fast ausnahmslos ungeteilt und ganzrandig. Verschiedene *Rheum*-Arten weichen durch gelappte oder handförmige Blätter (*Rh. palmatum* L., *Rh. hybridum* Murr.) ab; *Rumex lacerus* Balb. hat fiederschnittige Blätter, ähnlich auch *Oxygonum alatum* Burch. Leier- oder schrotsägeförmige Blätter besitzen *Persicaria runcinata* (Ham.) und *P. sinuata* (Royle).

Im übrigen herrscht große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung: linealische Blätter (*Lastarriaea*, *Eriogonum*- und *Chorizanthe*-Arten, *Oxytheca*, *Thysanella*, *Oxygonum*-Arten, *Polygonum*-Arten usw.), ovale oder eiförmige oder länglich eiförmige (*Eriogonum*-Arten, *Phyllogonum*, *Rumex*, *Coccoloba*-, *Muehlenbeckia*-Arten, *Triplaris*, *Podopterus*, *Millspaughia*, *Symmeria*), lanzettlich (*Persicaria*, *Ruprechtia*-Arten, *Leptogonum*) oder spießförmig (*Rumex*), eiförmig- oder dreieckig-spießförmig [*Fagopyrum*, *Persicaria perfoliata* (L.), *P. Thunbergii* (S. et Zucc.) u. a., *Muehlenbeckia*-Arten], nierenförmig (*Oxyria*, *Eriogonum reniforme* Torr., *E. Parryi* Gray u. a.), eiförmig mit herzförmigem Grunde (*Antigonon*), kreisrund (z. B. *Muehlenbeckia complexa* Meisn., *M. Nummularia* H. Gross n. sp., *Eriogonum*-Arten wie *E. puberulum* Wats.).

Auch die Konsistenz der Blätter ist sehr verschieden. ± Dünnhäutige Blätter herrschen vor bei *Rumex* sect. *Lapathum*, *Rheum*, *Persi-*

1) DAMMER in Ber. D. Bot. Ges. VII (1890) p. 3.

caria, den meisten Eriogonoideen, *Antigonon*, *Podopterus*; etwas fleischige finden sich häufig bei *Rumex* sect. *Acetosa*, mehr lederartige bei *Muehlenbeckia*, *Triplaris*-Arten, *Ruprechtia*, *Coccoloba* (zum Teil), *Polygonum*-Arten usw.).

Die Nervatur ist fiederförmig oder handförmig (*Rheum*); ein unterseits gleichmäßig stark hervortretendes Adernetz findet sich bei *Coccoloba*-Arten; *Leptogonum* Bth. besitzt sehr stark hervortretende parallele Nerven 2. Ordnung. Sehr wenig treten die Nerven hervor bei *Rumex* sect. *Acetosa*, *Muehlenbeckia*-Arten, *Polygonum*, *Eriogonum*-Arten u. a.

Ein dichtes, oft filziges Haarkleid aus langen einzelligen Haaren zeichnet die Blätter fast aller Eriogonoideen aus. Sehr wenig behaart sind nur beispielsweise *Phyllogonum*, *Pterostegia*, *Harfordia*, manche *Chorizanthe*-Arten wie *Ch. frankenioides* Remy; ganz kahl (bis auf die Staubfäden) ist nur *Eriogonum Torreyanum* Gray. Die Blätter von *Oxyria* und *Emex* sind kahl, nur bei manchen *Rumex*-Arten sind sie durch Papillen- oder kurze Stifthaare rauh. In noch größerem Maße ist dieses bei *Rheum*-Arten der Fall (z. B. *Rh. australe* Don, *Rh. Emodi* Wall. usw.). Unter den Polygoneen sind die Blätter von *Polygonella*, *Thysanella*, *Polygonum*-Arten, *Bistorta* (zum Teil) kahl, die Blätter mancher *Polygonum*-Arten (z. B. *P. tubulosum* Boiss., *P. dumosum* Boiss.) sind durch papillenfömige Haare rauh; längere Papillenhaare finden sich bei *Fagopyrum*.

Die Blätter von *Oxygonum alatum* Burch. sind durch die ± dichtstehenden perlförmigen Blasenhaare rauh.

Persicaria ist durch recht mannigfaltige Behaarung ausgezeichnet: bei Sect. *Eupersicaria* sind es neben angedrückten langen einzelligen Haaren meistens ± große Striegelhaare, bei Sect. *Aconogonon* nur an der Basis vielzellige Haare. Stachelförmige Emergenzen kommen bei Sect. *Echinocaulon* auf den Nerven besonders der Blattunterseite vor.

Die *Brunnichia*- und *Muehlenbeckia*-Arten haben fast oder meist ganz unbehaarte Blätter, *Podopterus*, manche *Coccoloba*-, *Triplaris*- und *Ruprechtia*-Arten, *Antigonon*, *Millspaughia* und *Leptogonon* besonders unterseits ± weichhaarige Blätter.

Besonderes Interesse haben einige in der Beblätterung stark ausgeprägte xerophile Anpassungserscheinungen. So besitzt *Polygonum scoparium* Requ. allem Anschein nach (wenigstens nach Herbarmaterial zu urteilen) keine Blattspreiten, bei *Pteropyrum scoparium* J. et Sp. sind die Blätter fast stielrund.

Muehlenbeckia platyclada F. v. M. verliert ihre stark reduzierten, schmal rhombischen Blätter sehr bald, da die phyllodischen Zweige assimilatorische Funktionen übernommen haben.

Ein solches Abwerfen der Blattspreiten kommt auch bei vielen *Polygonum*-Arten vor (z. B. *P. dumosum* Boiss., *P. spinosum* H. Gross, *P. salicornioides* J. et Sp.), sowie bei *Pteropyrum*, *Calligonum* und *Atraphaxis*.

Hiermit hängt es zusammen, daß bei den Gattungen mit zahlreichen stark xerophil ausgeprägten Arten die Blattstiele am Grunde eine präformierte Artikulationsstelle besitzen, wovon im folgenden Abschnitt weiter die Rede sein wird.

Für die ganze Familie mit Ausnahme von *Rheum*, *Rumex* sect. *Lapathum* (zum Teil) und vielleicht von *Triplaris* ist die revolutive Knospenlage bezeichnend. Die Blätter von *Triplaris* sind längsgefaltet, was man an den Längsstreifen am entfalteten Blatt sehen kann; eine revolutive Knospenlage scheint hier, wenigstens nach Herbarmaterial zu urteilen, nicht vorzukommen.

Die Knospenlage von *Rheum* und Arten von *Rumex* sect. *Lapathum* (z. B. *R. alpinus* L., *R. Patientia* L.) ist geknittert.

ββ. **Blattstiele.**

Wie die Spreite ist auch der Blattstiel sehr mannigfaltig ausgebildet. Sehr kurz ist er bei *Atraphaxis*, *Pteropyrum*, *Polygonum*-Arten, *Polygonella*, *Oxygonum*, er fehlt bei *Thysanella*, manchen *Polygonum*-Arten (z. B. *P. tubulosum* Boiss., *P. acerosum* Ledeb., *P. paronychioides* C. A. Mey., *P. molliiforme* Boiss., *P. corrigioloides* J. et Sp. u. a.) und *Calligonum*. In allen anderen Fällen ist er ± lang.

Während bei den Eriogonoideen die Blattspreite allmählich in den Blattstiel übergeht, ist dieser bei den Rumiceen gewöhnlich deutlich abgesetzt; eine Ausnahme bilden z. B. *Rumex Hydrolapathum* Huds., *R. salicifolius* Weinm. u. a. Die Spreite von *Polygonum*-Arten, *Bistorta* und *Persicaria* geht meistens in den Blattstiel allmählich über; öfters läuft die Spreite hinab wie z. B. bei *Bistorta vulgaris* Hill, *Persicaria sphaerocephala* (Wall.), und bildet am Grunde des Blattstiels stengelumfassende Öhrchen [Arten von *Persicaria* sect. *Cephalophilon*: *P. perforata* (Msn.), *P. nepalensis* (Msn.), *P. microcephala* (Don), *P. sinuata* (Royle), *P. chinensis* (L.), *P. runcinata* (Ham.), *P. capitata* (Ham.) u. a.].

Scharf gegen die Spreite abgesetzt ist der Blattstiel bei *Fagopyrum*, *Pleuropterus*, *Pteroxygonum*, *Bistorta*-Arten sowie bei den Coccoloboideen, abgesehen von *Muehlenbeckia*-Arten der Sect. *Andinia* Wedd. und *Antigonon cinerascens* Mart. et Gal., sowie einigen *Triplaris*-Arten (z. B. *T. Lindeniana* Wedd., *T. peruviana* Fisch. et Mey. u. a).

Sehr eigentümlich ist der Blattstiel von *Symmeria* insofern, als sich die Blattscheide auf ihn fortsetzt und Flügelkanten bildet, die am Blattgrunde öhrchenartig endigen. Unmöglich kann man hier von einer Ochrea sprechen wie es Velenovsky[1]) tut.

Von großem systematischen Werte ist der Umstand, daß der Blattstiel bei manchen Gattungen am unteren Ende eine präformierte Artikulation aufweist (*Polygonella*, *Thysanella*, *Oxygonum*-Arten wie *O. salici-*

1) Velenovsky, Vgl. Morphologie II, l. c.

folium Dammer und *O. fruticosum* Dammer, alle *Atraphaxidinae*, fast alle *Polygonum*-Arten). Innerhalb einzelner Gattungen kommen nur unerhebliche Abweichungen vor. So ist eine Artikulation bei einzelnen *Polygonum*-Arten (Sect. *Duravia* Wats., *P. cognatum* Msn. und einigen anderen) undeutlich oder fehlt, was zweifellos wie *P. cognatum* Msn. zeigt, dessen Verwandte deutlich gegliederte Blattstiele besitzen, ein sekundärer Zustand ist; es geht das auch daraus hervor, daß die meisten der in Frage kommenden Arten nach anderen Merkmalen abgeleitete Formen sind (Blüten einzeln, meist in den Achseln von brakteenartigen, nicht laubblattartigen Tragblättern usw.). Demgemäß ist die generische Abtrennung der Sect. *Duravia* von *Polygonum*, wie sie von Greene[1]) und Small[2]) vorgenommen wird, unbegründet.

Die präformierte Artikulation der Blattstiele stellt offenbar, wie schon erwähnt, eine stark ausgeprägte xerophile Anpassungserscheinung dar. Es handelt sich fast stets um Bewohner dürrster Standorte, Wüsten und Steppen, wo die betreffenden Pflanzen während der Trockenperiode ihre Blätter abwerfen.

β. Blattscheide und Ochrea.

Blattscheide und speziell Ochrea bieten infolge ihrer weitgehenden Differenzierung wertvolle systematische Merkmale besonders für die Artunterscheidung.

Von großer Bedeutung erscheint mir die Verbreitung der Ochrea innerhalb der Familie: sie fehlt bei allen Eriogonoideen, kommt dagegen allen übrigen Polygonaceen zu, wenn auch gelegentlich sehr stark reduziert (*Brunnichia*); nur bei *Symmeria* lassen sich auch nur Rudimente einer Ochrea nicht nachweisen.

Die Eriogonoideen besitzen zum größten Teile einen Blattstiel, der sich am Grunde zu einer ± breiten, den Stengel halb oder fast ganz umfassenden Scheide verbreitert; nur bei den *Harfordiinae* ist dieses kaum der Fall.

Die stärkste Entwicklung erreicht die Blattscheide bei *Chorizanthe*, wo sie bei chilenischen Arten ein ziemlich langes, röhrenförmiges Organ darstellt, das also den Stengel ganz umfaßt und allmählich in das Blatt übergeht wie etwa bei *Callisia* oder *Tradescantia* (vgl. Fig. 118); es ist dieses der Fall bei *Ch. vaginata* Bth., *Ch. frankenioides* Remy und *Ch. glabrescens* Bth.

Dammer[3]) hat diese röhrenförmige Scheide für eine Ochrea angesehen und die genannten Arten als Untergattung *Chorizanthopsis* den übrigen gegenübergestellt. Darüber, daß hier keine Ochrea vorliegt, kann kein

1) Greene, Leaflets l. c.

2) Small, Fl. Southeastern U. S. l. c.

3) Dammer in Engler-Prantl III, 1. p. 11.

Zweifel sein, besonders wenn man die betreffenden Gebilde mit einer *Polygonum*-Ochrea vergleicht. BAILLON[1]) gibt fälschlich für *Eriogonum* an »rarement un ocrea bien distinct«.

Innerhalb der Gruppen der Polygonoideen und Coccoloboideen ist die Scheide recht verschieden stark ausgebildet. Im allgemeinen ist sie recht kurz und umfaßt den Stengel deutlich nur etwa zur Hälfte, es schließt sich aber auf der gegenüberliegenden Stengelseite ein ± deutlicher Ringwulst an, der die beiden Scheidenränder verbindet. Zu diesem Typus gehören die Rumiceen, *Persicara* zum Teil, *Fagopyrum*, *Pleuropterus*, *Muehlenbeckia*, *Coccoloba*, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Ruprechtia*, *Podopterus*, *Triplaris*, *Symmeria*. Die *Atraphaxidinae* sowie *Polygonum* weichen dadurch ab, daß ein die Scheidenränder auf der entgegengesetzten Stengelseite verbindender Wulst fehlt.

Eine stärkere Ausbildung zeigt die Scheide bei *Polygonella*, *Thysanella*, *Bistorta* (*vulgaris*, *vivipara* u. a.) und *Persicaria*-Arten; sie wird bei den erwähnten *Bistorta*-Arten mehrere Zentimeter lang und umfaßt röhrig den Stengel (Fig. 127).

Im Anschluß an die Scheide findet sich nun die für die Polygonaceen (Polygonoideen und Coccoloboideen) so charakteristische Ochrea. Sie stellt im allgemeinen ein den Stengel röhrenförmig umfassendes tutenartiges Organ dar, das die Funktion hat, die Achselknospe bzw. die in der Entwicklung begriffene Sproßspitze gegen äußere Einflüsse zu schützen.

Im einzelnen herrscht in der Konfiguration der Ochrea eine große Mannigfaltigkeit; es mag hier genügen, die Haupttypen kurz zu charakterisieren.

Die Gattungen der Rumiceen stimmen in der Ausbildung der Ochrea recht gut mit einander überein; überall ist hier die Ochrea ein dünnhäutiges, gewöhnlich hinfälliges Organ, das sich durch das Fehlen von Sklerenchymfasern speziell an den Gefäßbündeln von der Ochrea der allermeisten Polygoneen unterscheidet und eben infolge des Fehlens dieser Fasern hinfällig ist; in der Jugend stellt sie ein vollständig geschlossenes kappenförmiges Organ dar, das durch die wachsende Sproßspitze oben unregelmäßig aufgerissen wird; eine Wimperung am Rande der fertigen Ochrea fehlt.

Bei *Rheum*, *Oxyria* und *Emex* sowie einem Teil von *Rumex* ist die Scheide sehr schwach ausgebildet; dementsprechend erscheint die Ochrea oft als ein fast selbständiges axillares Organ. Bei den *Rumex*-Arten mit etwas stärker entwickelter Ochrea nimmt die Scheide an der Tutenbildung teil, d. h. die Ochrea erscheint der Scheide »aufgewachsen«.

Die Ochrea wird von ± zahlreichen Gefäßbündeln durchzogen, die Abzweigungen der Blattstielbündel sind.

1) BAILLON l. c. p. 381.

Auch bei den Polygoneen ist die Konfiguration der Ochrea bis zu einem gewissen Grade von der Ausbildung der Scheide abhängig. In den meisten Fällen finden sich lokal mechanische Verstärkungen, so daß die Ochrea hier gewöhnlich recht widerstandsfähig ist (Fig. 117).

Thysanella, *Polygonella* und *Oxygonum* besitzen eine ziemlich lange Scheide, die bei *Polygonella* von der Ochrea nur wenig überragt wird. Die Zahl der Gefäßbündel beträgt 7—12, der größte Teil davon stellt Auszweigungen

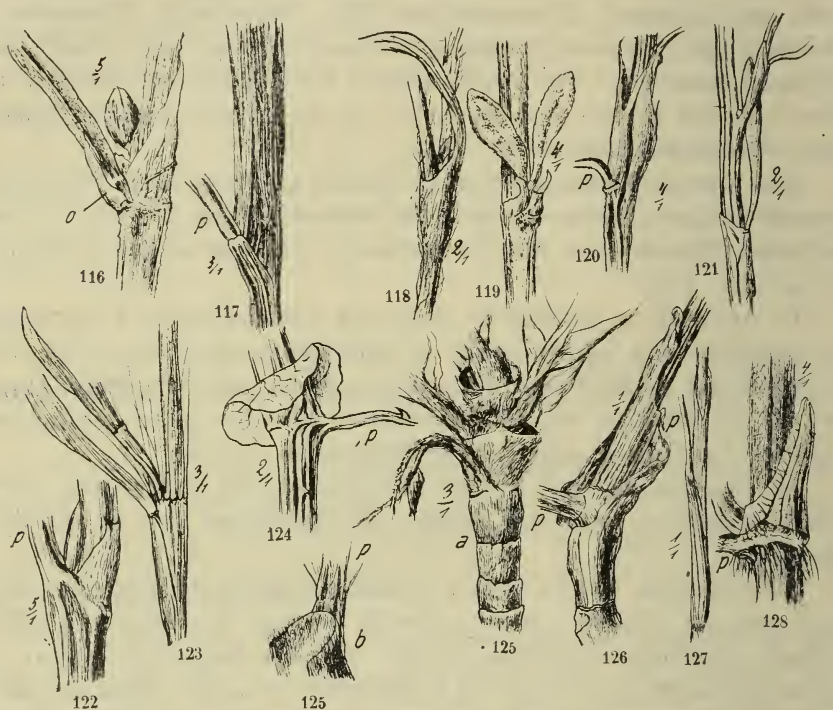


Abb. 16. Stipulargebilde der Polygonaceen. Fig. 116. Ochrea von *Polygonum polycnemoides* J. et Sp. *o* ochrea-artiges Gebilde auf der Unterseite der Blattbasis. Fig. 117. Ochrea von *P. luzuloides* J. et Sp. Fig. 118. Vagina von *Chorizanthe glabrescens* Bth. Fig. 119. Ochrea von *Pteropyrum Olivieri* J. et Sp. Fig. 120. Ochrea von *Atraphaxis buxifolia* M. B. Fig. 121. Ochrea von *Polygonella americana* Small. Fig. 122. Ochrea von *Antigonon leptopus* H. et Arn. Fig. 123. Ochrea von *Thysanella fimbriata* Gray. Fig. 124. Ochrea von *Persicaria perfoliata* (L.) H. Gr. Fig. 125 *a* u. *b*. Ochrea von *Leptogonum domingense* Bth. Fig. 126. Ochrea von *Coccoloba caracasana* Msn. Fig. 127. Ochrea von *Bistorta vivipara* (L.). Fig. 128. Ochrea von *Fagopyrum cilinode* (Michx.). *p* = Blattstiel.

aus dem am Rande der Scheide in den Blattstiel ziehenden Gefäßbündel dar. Die Ochrea von *Oxygonum* ist ± häutig, am Rande gezähnt und lang gewimpert, bei *O. alatum* Burch. mit laubigen 3-eckigen Lappen am Rande; bei *Polygonella* und *Thysanella* ist die Ochrea mehr lederartig und fester, im ersteren Falle nicht, im letzteren Falle sehr lang gewimpert (Fig. 121, 123.)

Die übrigen Polygonoideen lassen ein neues Moment in der Ochreaausbildung erkennen: es erscheint das Gefäßbündel, das zu beiden Seiten der Scheide die oberste in die Ochrea tretende Blattspurauszweigung darstellt, in ganz besonders starker Ausbildung.

Die *Atraphaxidinae* stimmen mit *Polygonum* hinsichtlich der Ochrea überein; diese ist hier skariös oder nur am Grunde fast lederartig, am Rande ungewimpert und meist gefranst oder zerschlissen (Fig. 119, 120). Bei *Polygonum* (den meisten Arten), wird die Ochrea von zahlreichen (3—16) Gefäßbündeln innerviert; nur 2 Gefäßbündel sind z. B. bei *P. paronychioides* C. A. Mey, *P. salicornioides* J. et Sp., *P. polycnemoides* J. et Sp. Fig. 116, *P. plebejum* R. Br., *P. cognatum* Msn. u. a. vorhanden, während fast nervenlose Ochreen seltener sind (z. B. *P. radicosum* Boiss., *P. corrigioloides* J. et Sp., *P. acerosum* Ledeb., ferner *P. californicum* Meisn., *O. Bolanderi* Brew. u. a.). Ebenfalls fast nervenlos sind die Ochreen von *Calligonum*; 2—3-nervige Ochreen besitzen *Atraphaxis* und *Pteropyrum* (Fig. 119, 120).

Was schließlich die Form der Ochreen genannter Gattungen betrifft, so sind sie bei *Calligonum* und in der Gattung *Polygonum* bei den erwähnten Sektionen dicht über der Blattinsertion schräg nach oben abgeschnitten, bei den übrigen Sektionen horizontal abgeschnitten bzw. 2-lappig. *Atraphaxis* ist dadurch ausgezeichnet, daß die beiden Nerven in ± lang ausgezogene Spitzen eintreten (Fig. 120). Bei *Pteropyrum* ist die Ochrea fast ganz auf die beiden entsprechenden Spitzen reduziert, die wie kleine Lateralstipeln erscheinen (Fig. 119).

Bistorta (z. B. *B. vulgaris* Hill., *B. vivipara* (L.) zeichnet sich durch sehr lange Scheiden aus, an die sich die mäßig lange dünnhäutige und vielnervige, am Rande nicht gewimperte Ochrea anschließt (Fig. 127).

Im Gegensatz zu *Bistorta* ist bei *Persicaria* die Scheide nur mäßig entwickelt bzw. (Sect. *Echinocaulon*, *Aconogonon*) sehr schwach. Die Ochrea ist mehrnervig und bei Sect. *Eupersicaria* H. Gr., *Amblygonon* (Msn.), *Cephalophilon* (Msn.) zum Teil und *Tovara* (Bth. et Hook.) am Rande gewimpert; im übrigen gilt für die Behaarung dasselbe wie für die Blätter. Sehr eigentümlich ist das Verhalten einiger Arten der Sect. *Amblygonon* und *Echinocaulon:* hier besitzt die Ochrea einen oft recht breiten horizontal abstehenden kragenartigen Saum, der laubig ausgebildet ist (*Persicaria orientalis* (L.), *P. perfoliata* (L.) u. a., vgl. Fig. 124).

Die Ochrea von *Pleuropterus* hat sehr viel Ähnlichkeit mit der Rumiceen-Ochrea, ist ebenfalls sehr hinfällig, da Sklerenchymfasern fehlen.

Recht reduziert ist die ± dünnhäutige Ochrea gewöhnlich bei *Fagopyrum*, gleichfalls ohne Sklerenchymfasern; sie ist meistens dicht über der Blattinsertion nach oben schief abgeschnitten und zeigt daher auf der gegenüberliegenden Stengelseite einen ± langen vorgezogenen spitzen Lappen; es sind hier nur 2 stärkere Nerven vorhanden (Fig. 128).

Zu dem zuletzt charakterisierten Typus gehört auch die Ochrea von *Muehlenbeckia* (z. B. *M. complexa* Msn., *M. sagittifolia* Msn.).

Hier schließt sich am besten auch die Ochrea von *Antigonon* an, die bis auf ein kleines zweispitziges zartes Häutchen auf der dem Blatte gegenüberliegenden Seite des Stengels reduziert ist; auf der Blattseite ist von einem Ochrearest nichts mehr vorhanden (Fig. 122). Die Ochrea von *Millspaughia* und *Podopterus* ist noch mehr reduziert; bei *Brunnichia* bis auf einen schmalen vom Blattgrunde aus um den Stengel herumgehenden Saum.

Dagegen besitzt *Coccoloba* eine sehr stark ausgebildete Ochrea, die am meisten Ähnlichkeit (unter den Polygonaceen) mit der verschiedener Rumiceen hat. Es ist ein ± häutiges, von wenig hervortretenden parallelen Nerven durchzogenes Organ, das anfangs kapuzenförmig geschlossen ist, später von der Sproßspitze und vom Achselsproß durchstoßen wird; es liegt in den meisten Fällen dem Zweige eng an und erscheint, da die Blattscheide sehr reduziert ist, oft fast als ein selbständiges Organ, so daß es in allem die größte Ähnlichkeit mit der Tute von *Ficus elastica* hat (Fig. 126).

Unter den Triplarideen besitzen *Triplaris* und *Ruprechtia* die größten Ochreen (N. B. ich konnte sie nur an *Triplaris* untersuchen.) Es sind mehrere cm lange, zylindrische Gebilde, die in der Jugend wie bei *Coccoloba* vollständig geschlossen sind, später aber (soweit am Herbarmaterial festgestellt werden konnte) als Ganzes abfallen bzw. von der Sproßspitze abgehoben werden. Da auch die Nervatur nur sehr wenig hervortritt und die Ochrea infolge der Reduktion der Blattscheide noch selbständiger geworden ist als bei *Coccoloba*, kann ich keinen wesentlichen Unterschied gegenüber der Tute von *Magnolia* finden.

Stark reduziert ist die Ochrea bei *Leptogonum*, wo sie einen niedrigen auch auf der Blattseite deutlichen fast gleichmäßig ausgebildeten Ring darstellt. Nach dem Abfallen der an den Zweigenden büschelig gedrängten Blätter samt ihren Ochreen erscheint der Zweig geringelt (Fig. 125).

Die Ochrea der Polygonaceen hat schon seit jeher die Aufmerksamkeit der Morphologen auf sich gelenkt. Von den meisten wurde sie als ein Stipulargebilde gedeutet. Eichler[1]), Goebel[2]), Reinke[3]), Hofmeister[4]), Velenovsky[5]), van Tieghem[6]), K. Schumann[7]), Glück[8]) nehmen an, daß sie durch Verwachsung zweier Lateralstipeln entstanden sei; Eichler, der die

---

1) Eichler, Entwicklungsgeschichte d. Blattes. Marburg 1861. Diss.
2) Goebel, Organographie der Pfl. II. (1900) p. 564.
3) Reinke, Lehrb. der allg. Botanik. 1880.
4) Hofmeister, Allg. Morphologie p. 523.
5) Velenovsky, Vgl. Morphologie d. Pfl. II. p. 435.
6) van Tieghem, Traité de bot. p. 318.
7) K. Schumann, Prakt. morph. u. syst. Botan. 1904. p. 103.
8) Glück, l. c. p. 33.

Entwicklungsgeschichte der Ochrea untersucht und festgestellt hat, daß die Ochrea aus zwei seitlichen Primordien entsteht, die nach vorn und hinten hinübergreifen, bis sie schließlich zusammentreffen, verschmelzen und dann gemeinsam emporwachsen, eine Angabe, die ich auf Grund von Nachuntersuchungen an *Pleuropterus sachalinensis* (F. Schmidt), *Bistorta vulgaris* Hill, *Polygonum plebejum* R. Br., *Rumex scutatus* L. und *Fagopyrum esculentum* Moench bestätigen kann, nennt dieses Organ eine totale Stipularbildung. Velenovsky begründet seine Annahme durch die Entwicklungsgeschichte und durch einzelne Befunde an fertigen Ochreen; so ist er der Ansicht, daß die beiden Spitzen an den oberen Ochreen von *Oxygonum Dregei* Meisn. nichts anderes sind als Lateralstipeln.

Goebel rechnet die Ochrea zu den Axillarstipeln, für die sich in manchen Fällen eine Entstehung aus 2 Lateralstipeln, die durch eine auf der Oberseite der Blattanlage auftretende Neubildung, einen Transversalwulst, verbunden werden, nachweisen läßt, was aber, wie bei den Polygonaceen, nicht immer erforderlich sei.

Auch Schumann meint, daß zu der Annahme, daß die Ochrea durch Verwachsung zweier Lateralstipeln entstanden sei, kein Grund vorliege.

Colomb[1]) und Frank[2]) nennen die Ochrea eine Ligula, die mit der Gramineenligula identisch ist.

Um zu einer annehmbaren Deutung der Ochrea zu gelangen, ist es zunächst notwendig, auf die Nebenblattgebilde überhaupt, speziell auf die Ligula, einzugehen.

Von größter Wichtigkeit sind die Nebenblattgebilde der Monocotylen. *Najas*, *Triglochin*, *Hydrocharis*, *Althenia*, *Ruppia*, *Tamus*, *Dioscorea*-Arten u. a. besitzen freie laterale Stipeln[3]); bei *Potamogeton*, den Zingiberaceen, Araceen, Juncaceen und Gramineen kommen dagegen (im fertigen Zustande) fast stets nur einheitliche, vor dem Blatt in der Blattachsel oder auf dem Blatt an der oberen Grenze der Scheide sitzende Gebilde vor, die man als Ligula bezeichnet hat. Es ist das Verdienst Glücks, nachgewiesen zu haben, daß die Ligula durch Vereinigung zweier Lateralstipeln entstanden ist, da z. B. Keimpflanzen von *Potamogeton* zuerst Lateralstipeln besitzen, erst später die Ligula ausbilden. Sehr lehrreich ist auch ein Vergleich von Zingiberaceen: bei ganz jungen Exemplaren von *Elettaria Cardamomum* kommen nach meinen Beobachtungen an den unteren Blättern Lateralstipeln vor, erst später tritt eine einheitliche Ligula auf, die bei der einer breitblätterigen Graminee täuschend ähnlichen *Roscoea purpurea* von einer Gramineenligula weder in der Form, noch in der Stellung im geringsten verschieden ist.

---

1) Colomb, Recherches sur les stipules p. 52 ff. (in Ann. Sc. nat. 7. sér. VI, 1. 1887).
2) Frank, l. c. II. p. 260.
3) cfr. Glück l. c. und Velenovsky, l. c. p. 33.

Bei Zingiberaceen, *Potamogeton*-Arten usw. treten die Lateralstipeln als ± lange Öhrchen am oberen Teile der Blattscheide auf, bei *Potamogeton*-Arten auch frei am Blattgrunde. Die ersteren Nebenblattgebilde hat Glück als Stipulae adnatae bezeichnet; er hält sie für eine Weiterbildung der freien Lateralstipeln. Diese Annahme erscheint mir unberechtigt, da ein Nebenblatt durch Ausgliederung an beliebigen Stellen des Blattgrundes entstehen kann, so daß man sehr wohl freie Lateralstipeln wie auch die Stipulae adnatae (besser wären sie wohl als Vaginalstipeln zu bezeichnen) für phylogenetisch gleich alt halten kann, wenn nicht, was nicht unwahrscheinlich ist, die Lateralstipeln aus Vaginalstipeln durch Reduktion der Vagina entstanden sind, wofür *Potamogeton* spricht (nur bei *P. densus* freie Lateralstipeln, sonst stets Vaginalstipeln).

Durch Vereinigung von 2 Stipeln entstehen zwei Modifikationen von Stipeln: durch Vereinigung von freien Basalstipeln die offene oder geschlossene Axillarstipula (*Ficus*, *Magnolia*, *Potamogeton*, *Zannichellia palustris*); durch Vereinigung von Vaginalstipeln entsteht die (offene oder geschlossene) Ligula (Zingiberaceen, Araceen, Juncaceen, Gramineen, Piperaceen, *Saururus*), demnach besteht zwischen Axillarstipula und Ligula, wie es auch Frank, Glück, Velenovsky und Goebel angenommen haben, kein prinzipieller Unterschied, da die Differenz zwischen Basal- und Vaginalstipeln nur eine graduelle ist.

Hiernach kann es nicht zweifelhaft sein, wie die Ochrea der Polygonaceen zu deuten ist: sie ist (mit Glück) Ligula + Stipularscheide bei den Polygonoideen sowie *Muehlenbeckia*, *Leptogonum*, *Antigonon*, *Podopterus*, dagegen eine geschlossene Axillarstipula bei *Coccoloba*, *Triplaris* und *Ruprechtia*, die homolog ist der Axillarstipula von *Ficus elastica*, *Magnolia* und *Cecropia*.

Baillon[1]) gibt für *Hollisteria lanata* Wats. fälschlich »stipulae laterales subfoliaceae« an; es handelt sich aber um einen 3-blätterigen unsymmetrisch entwickelten Hochblattquirl, bei dem 2 kleinere Blätter als Nebenblätter des dritten viel größer ausgebildeten Hochblattes ercheinen.

γ. Hochblattorgane.

Bezüglich der Hochblattorgane herrscht große Mannigfaltigkeit. Laubblattartig sind die Hochblätter bei *Harfordia*-, *Pterostegia*-, *Phyllogonum*- und *Eriogonum*-Arten (z. B. *E. heracleoides* Nutt., *E. flavum* Nutt., *E. cinereum* Bth., *E. pharnaceoides* Torr., *E. Gossypium* Curran, *E. angulosum* Benth., *E. Abertianum* Torr. u. a.): bei den übrigen Eriogonoideen sind sie mehr oder weniger brakteenartig, entweder ganz frei oder etwas am Grunde verwachsen. Hier sind bei *Chorizanthe spinosa* Wats. und *Ch. pungens* Benth. die Brakteen starr stachelspitzig, bei *Ch. Watsoni*

1) Baillon, Pl. l. c. p. 397.

Torr. et Gr. und *Ch. corrugata* Torr. et Gr. an der Spitze ± zurückgebogen und stachelspitzig; die 3 Brakteen von *Ch. perfoliata* Gray und *Ch. californica* Gray sind zu einem im ersten Falle symmetrischen dreikantigen ± schüsselförmigen Gebilde, im zweiten zu einem 3-lappigen mehr seitlich gestellten Gebilde verwachsen. Mit den Brakteen von *Ch. perfoliata* Gray haben diejenigen von *Oxytheca perfoliata* Gray und *O. emarginata* Hall sehr große Ähnlichkeit. Stachelspitzig und hakig sind sie bei *Lastarriaea*.

Die Hochblätter von *Hollisteria* sind schon erwähnt, sie sind lang stachelspitzig.

Die Polygonoideen zeigen gleichfalls laubblatt- und brakteenartige Hochblätter. Ersteres ist der Fall bei *Polygonum* z. T., *Atraphaxis*-Arten (z. B. *A. spinosa* L., *A. lanceolata* Meisn., *A. Aucherii* J. et Sp.), *Muehlenbeckia* Sect. *Andinia* Wedd.

Doch schon innerhalb der genannten Gattungen findet eine Reduktion der Hochblätter statt (z. B. *Polygonum Bellardi* All. und Verwandte, *Atraphaxis buxifolia* M. B., *A. variabilis* J. et Sp., *A. Tournefortii* J. et Sp., *A. Billardierii* J. et Sp. usw., *Muehlenbeckia* Sect. *Sarcogonum* Endl. u. Sect. *Eumuehlenbeckia* Endl.).

Es ist in diesem Falle von Interesse, den Übergang der Laubblätter in die Brakteen zu verfolgen. Es findet gleich mit der Reduktion der Spreite eine Reduktion der Ligula statt, bis schließlich nur die Blattscheide mit einem Spreitenrest, den die Spitze der Braktee darstellt, übrig bleibt; dieses Organ ist dann entweder ochreenartig (*Rumex*, *Emex*, *Oxyria*, *Polygonella*, *Thysanella*, Atraphaxideen, *Polygonum*, *Oxygonum*, *Persicaria* Sect. *Eupersicaria* H. Gr., *Fagopyrum, Pleuropterus*) oder von spelzenartiger Form und fast garnicht scheidig umfassend (*Persicaria* Sect. *Cephalophilon*, Sect. *Echinocaulon*, *Koenigia*, *Bistorta*) oder von der Form eines kleinen Blättchens (*Rheum*).

In einigen Fällen treten, wie schon VELENOVSKY[1]) hervorgehoben hat, bei der Reduktion an die Stelle der Ligula 2 (Vaginal-)Stipeln (*Oxygonum Dregei* Meisn., *Calligonum*, *Pteropyrum*).

Bei den Rumiceen sind die Tragblätter der Blüten niemals laubblattartig; die Tragblätter der Zweige besitzen vielfach ebenfalls keine Spreite; es kommen laubblattartige Tragblätter bei *Rheum nobile* Hook. f. und vielen *Rumex*-Arten der Sect. *Lapathum* vor (z. B. *Rumex conglomeratus* Murr., *R. sanguineus* L., *R. maritimus* L. usw.).

Von den Coccoloboideen besitzen *Coccoloba*, *Muehlenbeckia*, *Ruprechtia* ochreaartige Brakteen, *Symmeria*, *Triplaris*, *Brunnichia*, *Antigonon* und *Leptogonum* am Grunde mehr oder weniger scheidenartig ausgebildete Blättchen von eiförmiger bis lanzettlicher Gestalt.

---

1) VELENOVSKY, l. c. p. 437.

4. Morphologie der Inflorescenzen.

Hinsichtlich der Inflorescenzen bieten die Polygonaceen (speziell die Eriogonoideen) soviel Interessantes wie nur wenige Familien des Pflanzenreiches und verdienen daher eine ausführliche Behandlung. Abgesehen von der relativ großen Kompliziertheit bieten die Inflorescenzen vielfach eine besonders große Schwierigkeit, wenn es sich nämlich darum handelt, zu untersuchen, ob die Inflorescenzen begrenzt oder nicht determiniert sind; denn die Zahl der Blüten, die zudem noch in den allermeisten Fällen recht klein sind, ist so groß, daß die Blüten an den Enden der Inflorescenzachsen nicht zur vollen Entwicklung gelangen, so daß man bei den allermeisten Gattungen, zumal an Herbarmaterial, nicht mit Sicherheit feststellen kann, ob Terminalblüten oder sterile Achsenenden vorhanden sind. Indessen erscheint mir dieser Umstand bedeutungslos, da die Polygonaceen sehr gut umgrenzte Verwandtschaftskreise aufweisen, so daß man berechtigt ist, in diesem Falle die Befunde an einzelnen Gattungen eines Verwandtschaftskreises für den ganzen Verwandtschaftskreis anzunehmen, zumal der große Wert der erwähnten Unterscheidung für die Systematik durch neuere Untersuchungen erwiesen ist.

Die Inflorescenzen der Polygonaceen lassen sich unter zwei Gruppen zusammenfassen: 1. Inflorescenzen mit quirlständigem Protagma, 2. Inflorescenzen mit wechselständigem Protagma. Einen Übergang zwischen beiden Typen bildet *Pterogonum alatum* (Torr.) H. Gross, indem nur am Ende des Stengels und der Äste das Protagma quirlständig ist, während es sonst wechselständig ist.

1. Protagma quirlständig.

Dieser Inflorescenztypus ist für die Eriogonoideen außerordentlich charakteristisch und auf sie beschränkt. Besonders durch verschiedenartige Förderung oder Abort, durch Verlängerung oder Verkürzung von Achsen ist eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit der Inflorescenzen bedingt, deren Deutung oft wegen ihrer Kompliziertheit mit nicht unbedeutenden Schwierigkeiten verbunden ist; daher findet man zahlreiche widersprechende Angaben in der sehr wenig umfangreichen einschlägigen Literatur. Die ausführlichste Arbeit über diesen Gegenstand lieferte Dammer[1]), der indessen zu großenteils unzutreffenden Ergebnissen gelangt, da er von der alten Unterscheidung zwischen razemösen und cymösen Inflorescenzen ausging. Daß diese Unterscheidung überhaupt wertlos ist, zeigt sich gerade bei den Eriogonoideen. Razemöse Inflorescenzen (im alten Sinne) gibt es bei den Eriogonoideen (also auch bei den Eriogoneen) nicht, daher auch ebenso wenig Kombina-

---

1) Dammer, Zur Morphologie der Eriogoneen. Ber. D. Bot. Ges. VII. (1890) p. 383 bis 387.

tionen von razemösen und cymösen Inflorescenzen, die Dammer l. c. ebenfalls für die Eriogoneen angibt. Er gelangt zu diesen Annahmen durch eine unrichtige Deutung der (von einem Involukrum umschlossenen) Partialinflorescenz, wie später gezeigt werden soll. Da diese Partialinflorescenz von besonderer Bedeutung für die Morphologie der Inflorescenzen wie für die Systematik der Eriogonoideen ist, empfiehlt es sich, die Formenkreise mit Involukrum (Eriogoneen) und ohne Involukrum (*Hollisterieae*) gesondert zu behandeln.

a. Eriogoneen.

Diese Gruppe bietet hinsichtlich der Inflorescenzen die größte Mannigfaltigkeit in der Familie; obwohl die Inflorescenzen schon wegen des Vorkommens des Involukrums viel komplizierter sind als die der *Hollisterieae*, mögen sie hier doch vorangestellt werden, da die Kenntnis dieser für eine richtige Deutung mancher Inflorescenzen in der zweiten Gruppe notwendig ist.

Es empfiehlt sich, zunächst die Gesamtinflorescenz in dieser Gruppe, dann die Partialinflorescenz zu betrachten.

Da das quirlständige Protagma aus dem bei den phylogenetisch tiefer stehenden Formen noch vorhandenen wechselständigen hervorgegangen ist, muß naturgemäß die Gattung *Pterogonum* H. Gross, wo noch der Übergang vom wechselständigen zum quirlständigen Protagma vorkommt [z. B. *P. alatum* (Torr.) H. Gross], den Ausgangspunkt für die Untersuchung der Inflorescenzen bilden. *P. alatum* (Torr.) H. Gross hat einen wechselständig beblätterten und im unteren Teil monopodial verzweigten Stengel; nach der Spitze zu rücken die Tragblätter fast zu einem Quirl zusammen, der an den Zweigen vollkommen ist (3-blätterig); ebenso verhält sich *P. hieracifolium* (Bth.) H. Gross; *P. atrorubens* (Engelm.) H. Gross besitzt nur einen terminalen Tragblattquirl, es liegen hier also typische Pleiochasien vor. Die Inflorescenz von *Pterogonum* ist demnach vollständig analog den Inflorescenzen von *Euphorbia*- und *Aralia*-Arten, wo ebenfalls ein Übergang von monopodialer Verzweigung zu pleiochasialer zu konstatieren ist (Fig. 129).

Der Inflorescenztypus von *P. alatum* (Torr.) H. Gross bildet aus diesem Grunde den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Inflorescenzen aller Eriogonoideen. Dammer l. c. nimmt als Ausgangspunkt den Typus von *E. caespitosum* Nutt. an (hierher gehörig *E. flavum* Nutt., *E. thymoides* Bth., *E. choranthum* Greene): ein gestieltes Involukrum ist ein Seitentrieb aus der Achsel eines 3-zähligen »Blattquirls«, die Hauptachse und die beiden anderen Seitenzweige sind unterdrückt (nach Dammer). Bei *E. Douglasii* Bth. soll sich die Achse zwischen dem letzten und vorletzten Dreierquirl gestreckt haben, so daß der Stengel beblättert erscheint. Noch einen Schritt weiter in dieser Richtung gehe *E. androsaceum* Bth., da sich hier alle

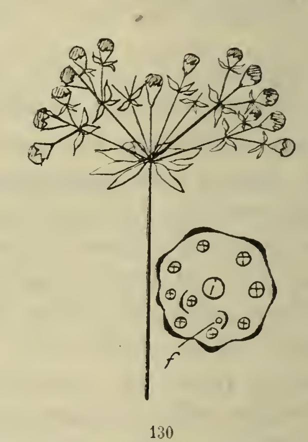
drei Knospen des letzten Dreierquirls sowie die Hauptachse zu einer Partialinflorescenz entwickeln. Dieser Typus bildet nach Dammer den Ausgangspunkt für die übrigen Typen.

Dammer nimmt also an, daß sich die komplizierten Inflorescenzen von *Eriogonum* phylogenetisch von den scheinbar einfachsten ableiten. Bei einem genaueren Studium der Gattung gelangt man aber mit Notwendigkeit zu der umgekehrten Ansicht.

Als Ausgangspunkt betrachte ich den Typus *E. umbellatum* Torr. (Fig. 130) (hierher gehörig: *E. heracleoides* Nutt., *E. campanulatum* Nutt., *E. compositum* Dougl. u. a.). Die Inflorescenz steht in der Achsel eines der quirlig gedrängten Blätter und stellt ein Pleiochasium mit 6—9-zähligem



129
Abb. 17. Sproßaufbau von *Pterogonum alatum* (Torr.) H. Gr. (Schema.)



130
Abb. 18. Inflorescenz von *Eriogonum umbellatum* Torr. (Schema). *i* = Terminalinvolukrum, *f* = Blüte außerhalb eines Involukrums.

Protagma dar; während das durch eine Partialinflorescenz begrenzte Achsenende einfach bleibt, wiederholt sich bei den Pleiochasialzweigen im allgemeinen die Verzweigung, nur ist das Protagma 3-zählig, auch sind nicht alle Tragblätter fertil; bei den Auszweigungen letzten Grades sind schließlich alle Tragblätter steril, der Zweig trägt also nur die terminale Partialinflorescenz, die übrigens im Gegensatz zu der der Achsen niederer Ordnung im allgemeinen sitzend ist, ein Umstand, der für die Deutung der Inflorescenz bei einigen Arten von besonderer Wichtigkeit ist.

Bei *E. heracleoides* Nutt. (Fig. 131), dessen Inflorescenzaufbau mit dem der vorigen Art übereinstimmt, findet sich oft (ob gewöhnlich?) etwa in der Mitte der Inflorescenzachse ein Scheinquirl, bestehend aus einem Quirl

von 6—9 Hochblättern, von denen einige in ihren Achseln stark verkürzte beblätterte Sprosse (bzw. Knospen) tragen. Dieses eigentümliche Verhalten, das noch bei einigen anderen Arten, z. B. *E. sphaerocephalum* Dougl., vorkommt, läßt sich nur so erklären, daß ein Quirl von Tragblättern vorliegt, von denen nur eines einen Blütenstand in seiner Achsel trägt, während zu den anderen, soweit sie nicht steril sind, Knospen gehören, die sich in der nächsten Vegetationsperiode zu beblätterten Sprossen entwickeln, wie man besonders bei *E. sphaerocephalum* Dougl. deutlich sehen kann. Dammer nimmt im Gegensatz hierzu an, daß sich das sonst äußerst kurze Internodium zwischen dem letzten und vorletzten Laubblattquirl streckt, so daß der letzte Quirl scheinbar auf die Inflorescenzhauptachse gerückt ist. Daß diese Erklärung nicht zutreffend ist, geht daraus hervor, daß einmal das erwähnte Verhalten für die Art nicht konstant ist, ferner daß (bei *E. heracleoides* Nutt.) die Inflorescenz (wenigstens gewöhnlich) schwächer ausgebildet ist als in dem Falle, wo der genannte Scheinquirl fehlt, so daß die Reduktion des normalen primären Pleiochasiums bis auf einen Zweig deutlich ist; am meisten spricht gegen Dammers Ansicht indessen das Verhalten von *E. sphaerocephalum* Dougl., auf das später eingegangen wird.



131
Abb. 19. Inflorescenz von *Eriogonum heracleoides* Nutt. (Schema).

E. campanulatum Nutt. unterscheidet sich von *E. umbellatum* Torr. und *E. heracleoides* Nutt. besonders dadurch, daß die Tragblätter nicht mehr laubblattartig sind, sondern auf ± schuppenförmige Blättchen reduziert sind, wie sie bei sehr vielen Arten vorkommen. Bei *E. campanulatum* Nutt. findet man innerhalb des Tragblattquirls winzige schuppenförmige Blätter, die zu den Pleiochasialzweigen gehören, wie es das Diagramm zeigt.

In anderen Fällen sind diese Blätter laubblattartig ausgebildet (z. B. *E. umbellatum* Torr., *E. angulosum* Bth., *E. Abertianum* Torr.), auch hier gehört zu jedem Pleiochasialzweig ein Blatt; ob die Beobachtung Dammers[1]), daß bei *E. caespitosum* Nutt. und *E. Douglasii* Bth. an der Inflorescenzachse je zwei derartige Blätter vorkommen, richtig ist, ist mir zweifelhaft, da dieses Verhalten dann in der Gattung einzig dastehen würde; leider konnte ich die beiden genannten Arten noch nicht untersuchen. Mit Dammer kann man diese nach meinen Beobachtungen in der Einzahl auftretenden Blätter wohl als Vorblätter bezeichnen; bemerkenswert ist, daß in ihren Achseln gelegentlich Blüten (*E. umbellatum* Torr., cfr. Fig. 130) oder Blatt-

1) Dammer in Ber. Bot. Ges. l. c.

knospen (*E. Abertianum* Torr.) stehen, was bei Vorblättern gewiß ungewöhnlich ist. Wie schon erwähnt, sind diese Vorblätter nur in wenigen Fällen laubblattartig ausgebildet, in anderen sind sie bis auf kleine Schüppchen reduziert (z. B. *E. campanulatum* Nutt.), bei den meisten Arten fehlen sie jedoch.

Das Verhalten der Hochblätter bietet gleichfalls manches Beachtenswerte. In dem als typisch geschilderten Fall von *E. umbellatum* Torr. sind sie laubartig ausgebildet, an der Hauptachse in Mehrzahl vorhanden und sämtlich fertil. Doch schon bei nahe verwandten Formen treten Abweichungen auf. Was zunächst ihre Form betrifft, so werden sie bei *E. campanulatum* Nutt., *E. angulosum* Bth. und den meisten anderen Arten bis auf kleine Blättchen reduziert; dabei können die Vorblätter laubblattartig bleiben (*E. angulosum* Bth., *E. Greggii* Torr. et Gr.), so daß die Tragblätter bei oberflächlicher Betrachtung als Stipulae der Vorblätter erscheinen, wofür sie auch Bentham[1]) anfänglich hielt; er stellte daher *E. angulosum* allen übrigen *Eriogonum*-Arten gegenüber, indem er die Gattung in *Stipulatae* (*E. angulosum*) und *Exstipulatae* (alle übrigen Arten) einteilte, späterhin sah er jedoch seinen Irrtum ein und gab diese Einteilung auf. Was die Zahl der Tragblätter anbetrifft, so kann sie an der Hauptachse bis auf drei reduziert werden, während sie an den Inflorescenzzweigen mit wenigen Ausnahmen (z. B. *E. spergulinum* Gray) stets drei beträgt, auch wenn an der Hauptachse mehr als drei vorhanden sind. Ferner können in allen Fällen einzelne Tragblätter steril werden, was so weit gehen kann, daß schließlich nur ein Pleiochasialstrahl übrig bleibt. Nur bei *E. commixtum* Greene tritt der Fall ein, daß öfters mehr Pleiochasialzweige als Tragblätter auftreten; wahrscheinlich ist diese Überzahl durch Auftreten von serialen Beiknospen zu erklären. Schließlich ist noch zu bemerken, daß von den Tragblättern eines bisweilen laubblattartig ausgebildet sein kann, während die übrigen brakteenartig sind (*E. gracile* Bth.). Ganz allgemein sind die Tragblätter am Grunde etwas verbunden.

Aus dem vorhergehenden ergibt sich schon, in welcher Weise zunächst die Entwicklung der *Eriogonum*-Inflorescenzen erfolgt: durch Reduktion. Sehr schön geht dieses aus folgenden zwei Beispielen hervor (Fig. 132, 133). Bei *E. campanulatum* Nutt. herrscht, wenigstens nach meinen Beobachtungen, der Inflorescenztyp 132 *a* vor, gelegentlich tritt aber auch der Typ 132 *b* auf; es kommt also schon innerhalb derselben Art eine weitgehende Reduktion vor, die zunächst die Auszweigungen höheren, schließlich auch diejenigen niederen Grades betrifft.

Typ *b* stellt einen bei den Eriogoneen weit verbreiteten Inflorescenztypus dar und verdient wegen der Konstanz der Zähligkeit des Protagmas eine besondere Bezeichnung, Trichasium (Velenovsky[2]); es stellt zwar nur

1) Bentham in Linn. Trans. 17, p. 405 ff.

2) Velenovsky, Vergl. Morphologie der Pflanzen. III. p. 819 ff.

einen Spezialfall des Pleiochasiums dar, seine Unterscheidung ist aber ebenso berechtigt wie die des Dichasiums. Ebenso wie beim Dichasium treten auch beim Trichasium durch Abort wickelartige oder schraubelförmige Inflorescenzen auf (vgl. Fig. 132 *a*).

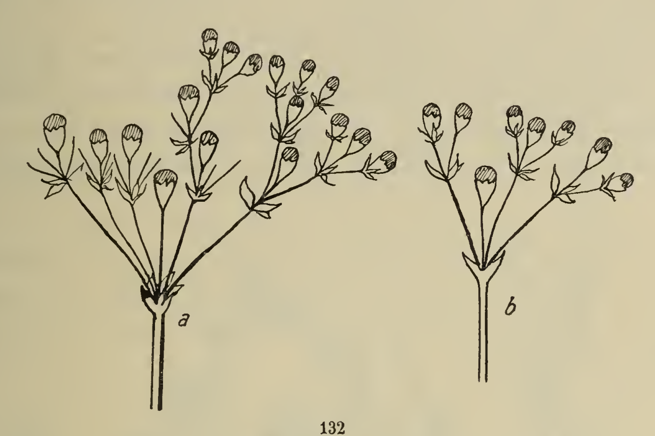


Abb. 20. Inflorescenzen von *Eriogonum campanulatum* Nutt. (Schema).

Noch augenfälliger ist die Entwicklung der Inflorescenz durch Reduktion bei *E. dichotomum* Dougl. (Fig. 133). Hier herrschen Trichasien vom Typus *a* und *b* vor, daneben finden sich oft *c*—*f*; es findet also eine Reduktion bis auf einen einzigen Trichasialzweig statt (*f*), so daß eine Inflorescenz entsteht, wie sie z. B. bei *E. sphaerocephalum* Dougl., *E. Douglasii* Bth. u. a. die Regel ist. Besonders bemerkenswert ist, daß hier durch Reduktion aus dem Trichasium Monochasien entstehen, eine Erscheinung, die bei allen Eriogoneen öfters vorkommt. Außerdem sind die Involukren (innerhalb des Tragblattquirls) ungestielt, weswegen es erklärlich ist daß sie oft dem Abort unterliegen. Ganz besonders ist zu beachten, daß die Trichasialzweige hier infolge von Förderung aus einem Tragblatt ungleich stark entwickelt sind. Diese ungleiche Entwicklung ist besonders auffällig in der Sect. *Virgata* Bth. (z. B. *E. gracile* Bth., *E. commixtum* Greene u. a.), in anderen Gruppen, z. B. bei

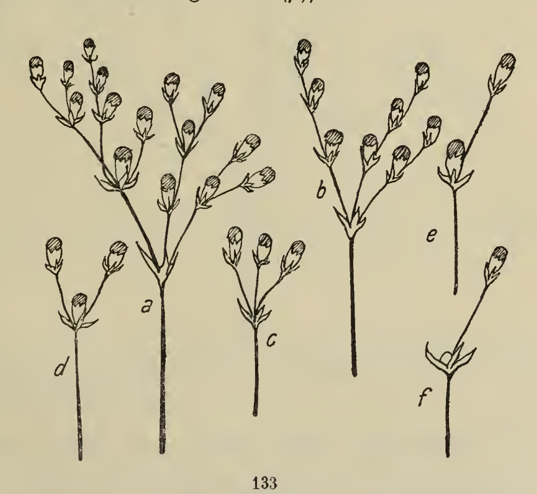


Abb. 21. Inflorescenz-Modifikation bei *Eriogonum dichotomum* Dougl. (Schema).

E. rotundifolium Bth., *E. angulosum* Bth., *E. Abertianum* Torr. usw. kommt sie auch vor (Fig. 134, 135).

Bisher ist nur von Trichasien die Rede gewesen, bei denen Reduktionen erst in den Auszweigungen höheren Grades erfolgen; diese Reduktion erfolgt in der Weise, daß zunächst nur ein Tragblatt steril bleibt, am Schlusse zwei, so daß das Trichasium in ein Monochasium übergeht. Modifikationen kommen hierbei dadurch zustande, daß das Involukrum gestielt bleibt (*E. Abertianum* Torr., *E. angulosum* Bth., *E. rotundifolium* Bth. usw.) oder ungestielt ist (*E. gracile* Bth. und die übrigen *Virgata*), oder wenigstens z. T. abortiert (Fig. 134). Nun kann sich aber die Reduktion auch auf die



Abb. 22. Inflorescenzen von: Fig. 134. *Eriogonum gracile* Bth., Fig. 135. *E. Abertianum* Torr. (schematisch).

Auszweigungen ersten Grades erstrecken. Wird nur ein Tragblatt steril, so entsteht eine Inflorescenz, die sich vom Dichasium nur durch die Dreizähligkeit des Protagmas unterscheidet (z. B. *E. Bakeri* Greene, Fig. 136, *E. arcuatum* Greene, *E. affine* Bth., Fig. 137, *E. saxatile* Wats., Fig. 138, u. a.). Ferner können zwei Tragblätter steril werden, so daß eine sehr eigentümliche Inflorescenz entsteht (*E. ciliatum* Torr., Fig. 139). Von hier aus gehen die weiteren Reduktionen nach zwei Richtungen: 1) das Invo-

lukrum der Hauptachse abortiert, 2) der Trichasialzweig abortiert, während das Involukrum der Hauptachse erhalten bleibt. In beiden Fällen erfolgt die Reduktion bis auf ein Involucrum. Der erstere Fall ist offenbar bei *E. sphaerocephalum* Dougl. verwirklicht (Fig. 140). Hier steht (scheinbar) in der Mitte der Inflorescenzachse ein Blattquirl. Das Involukrum weist ca. 14 Zipfel auf, während es sonst stets aus 4—8 Blättern gebildet ist. Dieses höchst merkwürdige Verhalten läßt sich nur so erklären, daß mit dem normalen Involukrum ein Tragblattquirl verwachsen ist; daß dieses durchaus möglich ist, geht daraus hervor, daß im allgemeinen die Involukra der Zweigenden innerhalb des letzten Tragblattquirls sitzen. Ist nun also das Involukrum von *E. sphaerocephalum* durch Verwachsung eines Tragblattquirls mit dem normalen Involukrum entstanden, so ist der dieses Involukrum tragende Zweig ein Seitenzweig, nicht Hauptachse, der Blattquirl ist also nur ein Tragblattquirl, von dem nur ein Tragblatt eine Inflorescenz hervorbringt, während die anderen entweder steril sind oder in der nächsten Vegetationsperiode austreibende Knospen in den Achseln tragen und das Involukrum der Hauptachse abortiert ist. Diese Deutung wäre aber falsch, wenn sich nachweisen ließe, daß die Überzahl der Involukralzipfel durch Spaltung zustande komme. Es läßt sich nicht die Annahme von der Hand weisen, daß Spaltungen der das Involukrum zusammensetzenden Blättchen vorkommen; erwägt man aber, daß die gewöhnliche Zahl 5—6 beträgt, so müßte bei *E. sphaerocephalum* sämtliche Blättchen eine Zweier- bzw. sogar Dreierspaltung betroffen haben, was sicher ausgeschlossen ist. Demnach



Abb. 23. Inflorescenzen von: Fig. 136. *Eriogonum Bakeri* Greene, 137. *E. affine* Bth., 138. *E. saxatile* Wats. (schematisch).

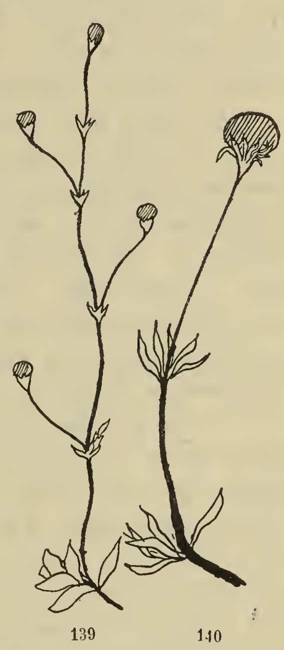


Abb. 24. Inflorescenzen von: Fig. 139. *Eriogonum ciliatum* Torr., Fig. 140. *E. sphaerocephalum* Dougl. (schematisch).

dürfte die oben angegebene Deutung der Inflorescenz von *E. sphaerocephalum* Dougl. die richtige sein, womit eine weitere Stütze für die Annahme gewonnen ist, daß die Weiterentwicklung der *Eriogonum*-Inflorescenzen im wesentlichen durch Reduktion vor sich geht, daß aber nicht solche Formen wie *E. sphaerocephalum* den Ausgangspunkt bilden, wie Dammer annimmt.

Der zweite Fall, daß die ganze Inflorescenz bis auf das die Hauptachse abschließende Involukrum reduziert wird, tritt ebenfalls öfters auf (z. B. *E. caespitosum* Nutt., *E. chloranthum* Greene). Der Tragblattquirl abortiert ebenfalls, so daß die Inflorescenzachse unbeblättert ist.

Im vorhergehenden ist gezeigt worden, wie durch Reduktion infolge von Abort eine große Mannigfaltigkeit im Aufbau der Inflorescenzen bedingt wird; bei dieser außerordentlichen Differenzierung spielt ein zweiter Faktor eine nicht unbedeutende Rolle: die Verkürzung der Achsen.

In einem Falle betrifft diese Verkürzung nur Teile einer Achse, und zwar die über dem Tragblattquirl befindlichen Achsenenden; in diesem Falle werden die Involukren ungestielt. Dieser Vorgang ist ein ganz allmählicher; er beginnt an den letzten Auszweigungen und betrifft zunächst nur diese (Typus *E. umbellatum* Torr.), später sämtliche (Typus *E. gracile* Bth., Sect. *Virgata* Bth.). Im letzteren Falle findet, wie schon erwähnt, oft auch Unterdrückung des ganzen Achsenendes statt, auffallenderweise aber gewöhnlich nur bei Achsenenden niederer Ordnung (Fig. 134) z. B. *E. dichotomum* Dougl., *E. gracile* Bth., *E. niveum* Dougl. u. a.

In einem zweiten Falle werden außerdem noch ganze Achsen verkürzt. Auch dieser Vorgang beginnt an den letzten Auszweigungen und bewirkt dann, daß die letzten Involukren zu 2—6 kopfig gedrängt stehen (Sect. *Desmocephala* Bth., Fig. 137 *E. affine* Bth.). Schließlich erstreckt sich diese Reduktion auch auf die Achsen niederer (bis 2.) Ordnung, so daß eine köpfchenförmige Inflorescenz entsteht (Typus *E. ovalifolium* Nutt., hierher gehörig *E. pauciflorum* Pursh, *E. Tolmieanum* Hook u. a.). Es kann sogar auch die ganze Achse 1. Ordnung verkürzt werden, so daß die Involukren gedrängt in den Blattachseln sitzen (*E. acaule* Nutt.).

Von ganz besonderem Interesse ist ein dritter Faktor, der in vielen Fällen bei der Entwicklung der Inflorescenzen eine Rolle spielt, nämlich die Förderung, insofern von Interesse, als hier die Förderung das Sekundäre ist, in dem sie erst nach dem Auftreten von Reduktionen zustande kommt. Es geht dieses ohne weiteres daraus hervor, daß die Förderungen bei den reich ausgebildeten Inflorescenzen, also den Pleiochasien, nicht vorkommen, sondern erst bei ± stark reduzierten, speziell bei den Trichasien. Die Bedeutung der Förderung wird klar, wenn man die Inflorescenzen von *E. campanulatum* Nutt. und *E. gracile* Benth. vergleicht: im ersten Falle Achsen höchstens 4. Grades, im letzteren Achsen bis 20. Grades. Ebenso wie bei *E. gracile* Bth. ist diese Förderung bei den übrigen *Virgata* Bth. eklatant, ferner bei *E. rotundifolium* Bth. (Achsen bis 15. Grades), *E.*

ciliatum Torr., *E. affine* Benth., *E. angulosum* Bth., *E. Abertianum* Torr. u. a.; sie kommt bei allen Arten mit Trichasien vor (Fig. 134, 135, 137—139).

Schließlich ist noch der Fall zu besprechen, daß die Reduktion des Protagmas bis zum Dichasium geht. Hierfür sind mir zwei Beispiele bekannt geworden; in beiden Fällen handelt es sich nicht um rein dichasische Inflorescenzen, sondern um Dichasien mit pleio- bis trichasischem Anfang, sicher die merkwürdigsten Inflorescenzen innerhalb der Gattung. Bei *E. spergulinum* Gray (Fig. 141) ist das erste Protagma meist 5—6-zählig, das zweite Protagma 3-zählig, vom dritten ab stets 2-zählig: hier



Abb. 25. Inflorescenzen von: Fig. 141. *Eriogonum spergulinum* Gray; Fig. 142. *E. hirtiflorum* Gray.

geht also ein Pleiochasium über ein Trichasium in ein Dichasium und schließlich in ein Monochasium über, da zuletzt Förderung aus einem Tragblatt und Abort der Auszweigung aus dem anderen stattfindet. Hieran schließt sich *E. hirtiflorum* Gray an, dessen Inflorescenz ein in Monochasien übergehendes Dichasium mit trichasischem Anfang ist (Fig. 142).

Eine andere Komplikation kommt dadurch zustande, daß Stengelblätter aus ihren Achseln Inflorescenzen hervorgehen lassen, z. B. *E. parvifolium* Smith, doch scheint dieses nach dem ganzen Vorkommen zu urteilen ein sekundärer Vorgang zu sein.

Die Gattung *Oxytheca* stimmt mit *Eriogonum* im Aufbau der Inflores-

cenzen vollkommen überein, nur daß hier infolge der geringen Specieszahl die Mannigfaltigkeit bei weitem nicht so groß ist, zumal es sich hier nur um Modifikationen von Trichasien handelt.

Was zunächst die Ausbildung der Tragblätter betrifft, so sind diese in einigen Fällen laubblattartig (*O. Watsoni* T. et Gr., *O. trilobata* Gray) oder zum Teil laubblattartig, zum Teil brakteenartig (*O. luteola* Parry), in anderen durchweg brakteenartig (*O. dendroidea* Nutt., *O. caryophylloides* Parry). In einigen Fällen wird das steril bleibende Tragblatt stark reduziert (*O. dendroidea* Nutt., *O. Watsoni* T. et Gr.), so daß ein Übergang zum Dichasium vorliegt; bisweilen sind auch nur 2 ausgebildet (an Achsen höherer Ordnung bei *O. dendroidea* Nutt., *O. Watsoni* T. et Gr.). wie bei *Eriogonum* sind die Tragblätter am Grunde etwas verwachsen. Förderung und Minderung kommt ebenso wie bei *Eriogonum* vor. In manchen Fällen (*O. Watsoni* T. et Gr., *O. dendroidea* Nutt.) gehen die Trichasien in Dichasien und schließlich in Monochasien über. Besonders schön und auffallend sind die Monochasien bei *O. trilobata* Gray. *O. luteola* Parry bietet insofern abweichende Verhältnisse, als die Zahl der Zweige im unteren Teil der Pflanze 3—8 beträgt, trotzdem nur 2 Tragblätter vorhanden sind; es kommen hier also seriale Beizweige vor.

Ebenso wie bei *Eriogonum* finden sich bisweilen bei *Oxytheca* Pflanzen mit mehreren Inflorescenzen aus derselben Wurzel.

Die Gattung *Centrostegia* verhält sich ganz ähnlich wie *Oxytheca*: auch hier liegen Modifikationen von Trichasien vor, und zwar abortiert ein Zweig sehr bald, von den beiden anderen ist stets der eine stark gefördert; sie gehen schließlich in Monochasien aus. Die Involukren sind ungestielt.

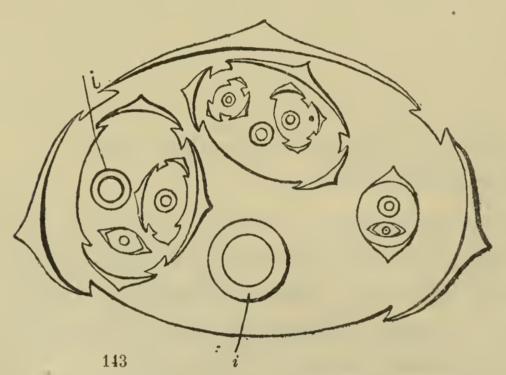


Abb. 26. Diagramm des oberen Endes eines Inflorescenzzweiges von *Chorizanthe californica* Gray. *i* = Involukrum.

Bei der Entwickelung der Inflorescenzen der Gattung *Chorizanthe* wirken dieselben Faktoren zusammen wie bei den vorigen Gattungen. Es handelt sich stets um Modifikationen von Trichasien oder Dichasien mit trichasischem Anfang, die schließlich in reine Dichasien übergehen.

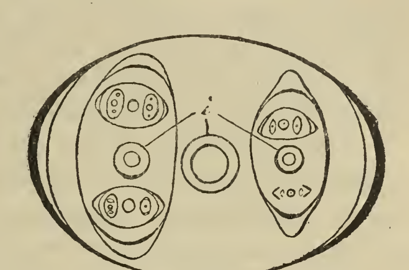
Fast durchgängig 3-zählig ist das Protagma z. B. bei *Ch. californica* Gray (Fig. 143), hier findet starke Förderung aus dem einen Tragblatt statt, während bei den beiden anderen verschieden starke Minderung stattfindet. Noch stärker ist die Förderung und Minderung bei *Ch. staticoides*

Bth., deren Inflorescenz trichasial ist und sehr bald in Dichasien und Monochasien übergeht (Fig. 144).

Ch. membranacea Bth. hat gewöhnlich 3-zähliges Protagma; es bleibt ein Tragblatt steril, die eine Auszweigung wird mehr und mehr gefördert, die andere gemindert und sehr stark verkürzt, so daß köpfchenförmige Partialinflorescenzen entstehen, die an ± langen Zweigen sitzen, ähnlich wie die Involukren bei *Eriogonum* sect. *Virgata* Bth.

144

Abb. 27. Inflorescenz von *Chorizanthe staticoides* Bth. (Schema).



145

Abb. 28. Diagramm eines Teiles der Inflorescenz von *Chorizanthe Watsoni* T. et Gr. *i* = Involukrum.

Andere Arten sind rein dichasial verzweigt (*Ch. Watsoni* Gray, *Ch. glabrescens* Bth., *Ch. frankenioides* Remy u. a. Fig. 145).

Bei den meisten tritt die Tendenz hervor, durch Verkürzung der letzten Auszweigungen ± köpfchenförmige Inflorescenzen zu bilden (*Ch. membranacea* Bth., *Ch. staticoides* Bth., *Ch. panniculata* Bth. usw.).

Involukrum.

Ausbildung.

Das Involukrum der Gattung *Eriogonum* stellt ein behaartes und ± drüsiges, kreiselförmiges oder glockenförmiges bis ± zylindrisches Gebilde dar, dessen Rand 4—8, sehr selten bis 14 verschiedenartig ausgebildete Zähne oder Zipfel aufweist, die darauf hindeuten, daß das Involukrum aus ebenso vielen Blättchen zusammengewachsen ist; besonders einleuchtend ist dieses bei *E. salsugineum* Hook. und *E. spergulinum* Gray, wo das Involukrum tief geteilt bis fast getrenntblätterig ist.

Noch deutlicher tritt dieses bei *Oxytheca* hervor, wo man in manchen Fällen (z. B. *O. trilobata* Gray, *O. caryophylloides* Parry) eher von einem Hochblattquirl als von einem Involukrum sprechen kann. Das Involukrum der Gattung *Oxytheca*, vorherrschend, aber nicht, wie bisher vielfach angegeben ist, ausschließlich 4-zähnig oder -spaltig, unterscheidet sich dadurch von dem Involukrum von *Eriogonum*, daß die Nerven in den einzelnen Blättchen auslaufen, so daß die Zähne oder Lappen borstenartig zugespitzt sind.

Sehr abweichend gestaltet ist das Involukrum einer meist als *Oxytheca*

Parishii Parry bereichneten Art, *Acanthoscyphus Parishii* (Parry) Small; es stellt ein kreiselförmiges vielnerviges Organ dar, mit zahlreichen lang borstenartig auslaufenden Nerven. Dieser Umstand ist umso merkwürdiger, als bei *Oxytheca* eine Reduktion der Involukralblätter (von 5 auf 4) und eine Tendenz zu konstatieren ist, das Involukrum wieder in die es zusammensetzenden Blättchen zu zerlegen, während gerade das Gegenteil bei *Acanthoscyphus Parishii* der Fall ist. Bedenkt man, wie gering der Unterschied zwischen *Oxytheca* und *Eriogonum* ist, so muß man *A. Parishii* von *Oxytheca* generisch trennen, wie es Small[1]) getan hat, der auf diese Art die Gattung *Acanthoscyphus* gegründet hat.

Sehr eigentümlich ist das Involukrum von *Centrostegia* gestaltet. Be *C. Thurberi* Gray ist das ± pergamentartige Involukrum 5-zähnig; zwischen den zu diesen Zähnen laufenden Nerven baucht sich das Involukrum an drei Stellen zu spornartigen Fortsätzen aus. *C. leptoceras* Gray hat ein 6-zähniges Involukrum mit 6 hakig aufwärts gebogenen dünnen Spornen.

Innerhalb der Gattung *Chorizanthe* herrscht eine ziemlich große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Involukren. Diese sind hier 3—6-zähnig oder -spaltig. Bei *Ch. membranacea* Bth. sind die Zipfel gleichmäßig ausgebildet und mit hakenförmiger Spitze zurückgebogen, zugleich mit häutigem Saum verbunden; gleichmäßig ausgebildet, aber ohne Hautrand der Zipfel sind die Involukren von *Ch. panniculata* Bth., *Ch. frankenioides* Remy, *Ch. glabrescens* Bth., *Ch. staticoides* Bth. u. a.). Stets laufen die Zähne in ± hakig gebogene Stacheln aus. Bei *Ch. californica* Gray sind die Zähne des 2—4-spaltigen Involukrums sehr ungleich groß; bei *Ch. Watsoni* Gray ist ein Zipfel des zylindrischen Involukrums viel stärker ausgebildet als die 3—4 anderen, gewöhnlich blattartig mit zurückgebogener Stachelspitze.

Die Verteilung der Blüten ist bei den einzelnen Gattungen recht verschieden. Am reichblütigsten sind sie bei *Eriogonum* und *Pterogonum* mit bis 25—30 Blüten; doch finden sich auch einige Arten mit wenig Blüten in den Involukren: *E. Plumatella* Dur. et Hilg. mit 3, *E. spergulinum* Gray mit 2 Blüten.

Von *Oxytheca*-Spezies hat *O. luteola* Parry vielblütige Involukren (9—15 Blüten), die anderen Arten 3—10-blütige Involukren.

Hieran schließt sich *Acanthoscyphus* Small an. In allen Fällen ist die Entwickelung eine zentripetale.

Zwischen den Blüten stehen bei *Eriogonum* und *Oxytheca* in großer Zahl lanzettliche oder linealische, oft äußerst schmale Blätter, die ± stark behaart und drüsig sind und gewöhnlich als bracteolae (Bentham[2]), Dammer l. c.) bezeichnet werden. Besonders groß sind sie bei *E. angulosum* Bth., wo sie spatelförmig sind; bei vielen Arten dagegen sind sie zu fast haarartigen Gebilden reduziert (besonders bei *E. campanulatum* Nutt., *E. Abertianum* Torr.).

1) Small in Bull. Torr. B. Cl. 25 (1898) p. 53.

2) Bentham in D. C. Prodr. XIV, p. 5.

Das Involukrum der Gattung *Centrostegia* ist stets 2-blütig.

Am weitesten ist die Reduktion der Partialinflorescenz innerhalb der Eriogoneen bei *Chorizanthe* vorgeschritten, wo das Involukrum 1-blütig ist; es sollen gelegentlich auch 2—3 Blüten vorkommen, davon meist 1—2 rudimentär, wie Dammer angibt, was ich aber nicht beobachtet habe.

Entstehung des Involukrums.

Der erste, der eine Deutung des Involukrums und der Partialinflorescenz versucht, ist Dammer; dieser nimmt an, daß das Involukrum durch Verwachsung von mehreren Tragblättern entstanden sei. Die Partialinflorescenz sieht er[1]) als Dolde an; für jede Blüte nimmt er 2 Vorblätter an; die Blüten stehen nach seiner Angabe auf einer kurzen kegelförmigen Achse

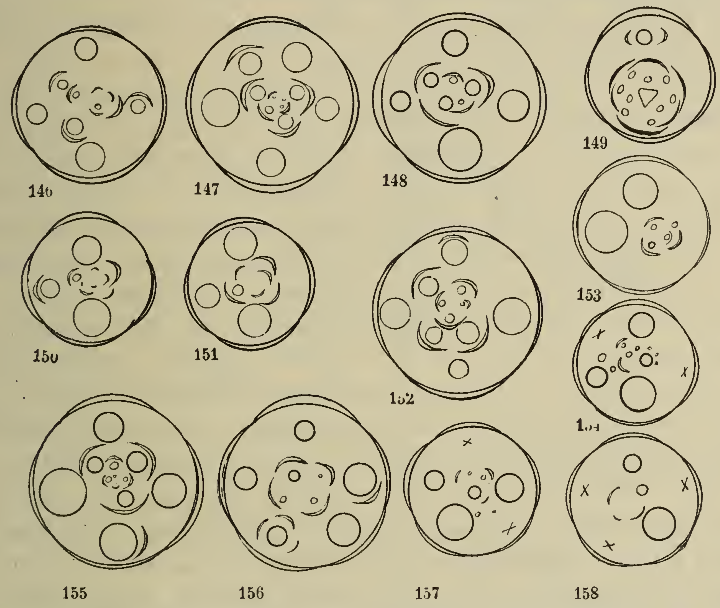


Abb. 29. Diagramme der Involukren von *Eriogonum* und *Oxytheca*: Fig. 146—148. *E. hirtiflorum*, 149. *E. spergulinum*, 150, 151. *O. dendroidea*, 152, 155. *E. vaganum* Wats., 153. *O. Watsoni*, 156. *O. trilobata*, 154, 157, 158. *O. caryophylloides*.

in einer Spirale. Versucht man den Aufbau der Partialinflorescenz festzustellen, so muß man sich auf die wenigblütigen Formen von *Eriogonum* und *Oxytheca* beschränken; bei den übrigen ist es absolut unmöglich, die Zusammengehörigkeit von Brakteolen und Blüten festzustellen. Bei den wenigblütigen Formen läßt sich besonders leicht die Existenz einer stark verkürzten Achse in der Mitte des Involukrums feststellen.

Aus den Diagrammen ersieht man sofort, daß es sich um verkürzte Pleiochasien handelt. Es fragt sich nun, ob alle Achsen gleichwertig sind, wie es Dammer annimmt.

1) Dammer in Ber. Deutsche Bot. Ges. l. c.

Es fällt auf, daß in den meisten Diagrammen 3 Blättchen ± deutlich einen Quirl bilden, ein Umstand, den schon Bentham[1]) für *Eriogonum*-Arten angibt. Weiter sieht man, daß oft zu einer der äußeren Blüten ein Blättchen gehört, ferner daß auch diese Blüten sehr ungleich stark entwickelt sind. Aus allem folgt, daß die Blüten der Partialinflorescenz nicht gleichwertig sind, wofür auch schon das Vorhandensein einer verkürzten Achse spricht. Nimmt man ferner auf die Verzweigung der Gesamtinflorescenz Rücksicht, so ist nur eine Deutung der Partialinflorescenz möglich: es liegt nicht eine Dolde vor, deren Blüten auf einer kurzen Achse in einer Spirale stehen, wie Dammer angibt, sondern ein in seinen Auszweigungen stark reduziertes Pleiochasium mit verkürzten Achsen. Hierfür spricht auch die zentripetale Entwicklungsfolge der Blüten.

Die Brakteolen innerhalb des Involukrums sind demnach Tragblätter der verkürzten Pleiochasialzweige. Dammer gibt an, daß jede Blüte 2 Vorblätter besitze, die allerdings »bei den jüngeren Blüten nicht immer zur Entwicklung gelangen«. Von Vorblättern habe ich nie etwas sehen können und vermute daher, daß Dammer die Brakteolen ganz oder zum Teil dafür gehalten hat; daß innerhalb des Involukrums noch Vorblätter vorhanden sein sollten, ist an und für sich schon sehr unwahrscheinlich, da die Vorblätter der Pleiochasialzweige im allgemeinen sehr reduziert sind und sich dann an Zweigen höherer Ordnung nicht mehr nachweisen lassen.

Nach dieser Auffassung der Partialinflorescenz ist das Involukrum, wie es auch Dammer getan hat, nur so zu deuten, daß man annimmt, daß es durch Verwachsung der untersten Tragblätter entstanden ist; hierfür spricht schon die wechselnde Zahl der Involukralzipfel. Wie Dammer ganz richtig bemerkt, spricht gegen diese Annahme nicht der Umstand, daß in vielen Fällen nur 1 Blüte im Involukrum vorhanden ist; denn die anderen sind offenbar unterdrückt. Daß das Involukrum als Verwachsungsprodukt der Blättchen eines Tragblattquirls (des untersten der Partialinflorescenz) nicht angesehen werden kann, geht, wie Dammer bemerkt, daraus hervor, daß die Zahl der Zipfel dieselbe bleiben kann, wenn auch die vorhergehenden Tragblätter bis auf 2 reduziert sind.

In welcher Weise die Partialinflorescenzen von *Centrostegia* und *Chorizanthe* von denen der Gattung *Eriogonum* und *Oxytheca* abzuleiten sind, geht zweifellos aus den Diagrammen der Partialinflorescenzen hervor; zugleich mit der Zahl der äußeren Blüten findet auch eine Reduktion der inneren statt, bis diese schließlich dem Abort unterliegen. Demnach sind die Blüten von *Chorizanthe* und *Centrostegia*, wie Dammer ganz richtig angibt, Seitenblüten.

Es läßt sich demnach nicht mit absoluter Sicherheit nachweisen, daß in den Partialinflorescenzen Endblüten vorhanden sind, zumal die letzten (innersten) Blüten sehr stark reduziert sind; nach dem Aufbau der Partial-

1) Bentham in DC. Prodr. XIV. l. c.

inflorescenz ist aber eine Endblüte anzunehmen. Diese Annahme wird durch das Verhalten der Gattungen der folgenden Gruppe bestätigt.

b. Hollisterieae.

Diese Gruppe unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß ein typisches Involukrum fehlt; doch ist dieser Unterschied nur ein ziemlich geringer, da bei *Hollisteria* deutlich ein Ansatz zur Involukralbildung nachweisbar ist.

Der enge Anschluß an die Eriogoneen ergibt sich schon daraus, daß die Inflorescenzen der Hollisterieen von Pleiochasien abzuleiten sind.

Ein mehrzähliges (4—5-)Protagma findet sich nur bei *Lastarriaea*, bei der jedoch immer nur 1—2 Tragblätter fertil sind; zugleich findet Förderung aus einem Tragblatt statt. Terminalblüten finden sich im allgemeinen nur bei Acnsen höherer Ordnung (Fig. 159).

Abb. 30. Fig. 159. Inflorescenz von *Lastarriaea* (schematisch); Fig. 160. Diagramm eines Teiles der Inflorescenz von *Nemacaulis*.

Dreizähliges Protagma ist für die Gattungen *Hollisteria*, *Phyllogonum* und *Nemacaulis* charakteristisch. Bei *Nemacaulis* (Fig. 160) sind (wenigstens nach dem Grunde der Inflorescenz zu) sämtliche Tragblätter fertil; jedoch ist stets ein Zweig, bisweilen auch ein zweiter, stark gefördert, die übrigen stark gemindert, eine Auszweigung meist bis auf eine Blüte. Die 3 Hochblätter sind am Grunde etwas verbunden, sie tragen die Partialinflorescenz, die einen an der Scheinachse sitzenden Knäuel darstellt. An den relativen Hauptachsen wiederholt sich dieselbe trichasiale Verzweigung, wobei die Achsen immer mehr verkürzt werden, so daß die köpfchenförmigen Partialinflorescenzen entstehen; bei der großen Zahl der Blüten und zugehörigen Tragblätter, die in einen

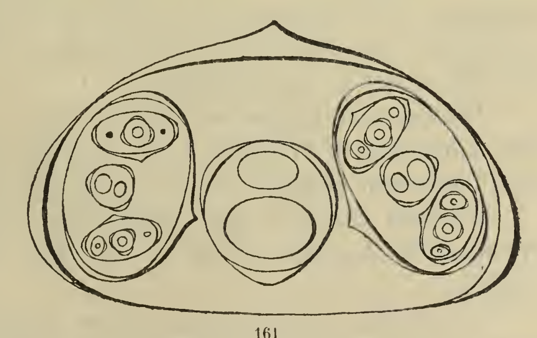


Abb. 31. Diagramm eines Teiles der Inflorescenz von *Hollisteria lanata* Wats.

dichten Wollfilz gehüllt sind, ist es aber nicht möglich, ein vollständiges empirisches Diagramm aufzunehmen. Jedoch ist der in dem theoretisch ergänzten Diagramm (Fig. 160) angegebene Aufbau zweifellos. Dieser Befund ist ein Beweis dafür, daß die früher mitgeteilte Deutung der Eriogoneen-Partialinflorescenz richtig ist; man braucht sich nur den Blütenstand von *Nemacaulis* ohne starke Förderung aus einem Tragblatt und dann reduziert zu denken, so hat man die Eriogoneen-Partialinflorescenz.

Hollisteria lanata Wats. stellt einen noch mehr reduzierten Typ dar, der nach seiner Inflorescenz von *Nemacaulis* abzuleiten ist. Das eine Tragblatt ist laubblattartig ausgebildet, die beiden anderen sind schwächer und brakteenartig gestaltet. Aus dem einem Tragblatt findet Förderung, in dem zweiten Minderung statt, das dritte Tragblatt, und zwar auffallenderweise das laubblattartig ausgebildete, ist steril. Zwischen den beiden Auszweigungen steht, offenbar die Fortsetzung der vorhergehenden Achse bildend, eine Partialinflorescenz, die aus zwei ungleich entwickelten Blüten besteht, welche von drei hyalinen, am Grunde verwachsenen gleichgroßen Blättchen eingehüllt werden (Fig. 161); man könnte wohl vermuten, daß diese Partialinflorescenz nicht terminal sei, sondern zu dem großen dritten Tragblatt gehöre; sowohl der Augenschein wie auch ein Vergleich mit *Nemacaulis* zeigt, daß dieses nicht der Fall ist, sondern daß eine terminale Partialinflorescenz vorliegt. Bei der großen Übereinstimmung des Aufbaues der Inflorescenzen von *Nemacaulis* und *Hollisteria* im ganzen ist man berechtigt, den Vergleich beider weiter zu führen; dabei zeigt sich als zweifellos, daß die Inflorescenz von *Hollisteria* von der Gattung *Nemacaulis* durch Reduktion abzuleiten ist: die 3-blätterige Hülle der Partialinflorescenz entspricht dem zweiten Tragblattquirl der relativen Hauptachse. Innerhalb dieses Tragblattquirls hat eine Reduktion bis auf 2 Blüten stattgefunden; davon ist die größere in der Achsel eines Tragblattes stehende Blüte eine Seitenblüte, die zweite nicht axilläre Blüte halte ich für die Terminalblüte. Den 3-zähligen Tragblattquirl, der die Partialinflorescenz umgibt, kann man sehr wohl mit dem Eriogoneeninvolukrum vergleichen; ihn als Involukrum zu bezeichnen, erscheint mir wegen seiner Ausbildung nicht angebracht; jedenfalls bildet aber *Hollisteria* durch seine Partialinflorescenz einen Übergang zu den Eriogoneen.

Phyllogonum dagegen unterscheidet sich von *Nemacaulis* dadurch, daß stets mindestens 2 Trichasialzweige ungefähr gleichmäßig stark entwickelt sind; außerdem kommen öfters noch seriale Beisprosse vor.

Während bei der eben beschriebenen Gruppe (*Hollisteriinae*) das Protagma 3—4-zählig ist, ist es bei den *Harfordiinae* durchweg nur 2-zählig.

Der Aufbau der Inflorescenzen der Gattungen *Harfordia* und *Pterostegia* ist ein dichasialer mit Förderung aus einem Tragblatt.

Während bei *Harfordia fruticosa* Greene in der Achsel der obersten

Tragblätter 6—7-blütige Dichasien mit Wickeltendenz und mit verkürzten Achsen stehen, finden sich bei *Harfordia macroptera* Parry an ihrer Stelle (im allgemeinen wenigstens) stark verkürzte Zweige. Die relativen Hauptachsen werden durch 2 ungleich stark entwickelte Blüten abgeschlossen (Fig. 162), die im Verhältnis zu dem vorangehenden Tragblattquirl dekussiert stehen. Die »Blütenstiele« sind etwa in der Mitte gegliedert; unter der Artikulationsstelle sitzt je ein fleischiges breites Blättchen, das den Blütenstiel scheidig halb umfaßt. Die beiden Blättchen der 2 Blüten stehen so, daß sie mit den vorangehenden beiden Tragblättern alternieren, mit den konkaven Flächen einander zugewandt. Diese sehr eigentümliche Partialinflorescenz läßt sich nur von einem 3-blütigen Diachasium ableiten; die größere der beiden Blüten, die sich auch zuerst entwickelt, ist Terminalblüte, zu ihr gehören die beiden unter der Artikulation der beiden Blütenstiele sitzenden Blättchen, die nach ihrer Stellung zu urteilen auf die beiden Blütenstiele hinaufgewachsen sind. Von den beiden zur Endblüte gehörigen Tragblättern ist nur eines fertil, und dieses wächst auf den Stiel der zugehörigen Blüte hinauf, während das andere sterile auf den Stiel der Endblüte hinaufwächst. In diesem Verhalten stimmen die beiden Gattungen *Harfordia* und *Pterostegia* vollkommen überein.

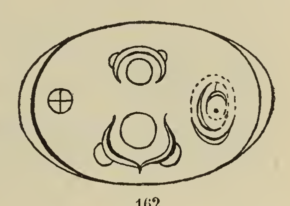


Abb. 32. *Harfordia macroptera*: Diagramm am Ende einer relativen Hauptachse.

Die 2-blütige Gipfelinflorescenz ist von anderen Autoren verschieden gedeutet worden. Wydler[1]) hält sie für eine 2-blütige Traube, was aber nach dem Aufbau der Gesamtinflorescenz nicht richtig ist. Eichler[2]) nennt sie ein 2-blütiges Köpfchen, was offenbar unrichtig ist, schon deswegen, da bei den Eriogonoideen sonst nie Köpfchen vorkommen; auch ist seine Angabe, daß die Blüten sitzend seien, unrichtig.

Das Tragblatt, das in nicht mehr jugendlichem Stadium den Anschein erwecken kann, als wäre es aus 2 oder 3 Blättern durch Zusammenwachsen entstanden, ist von anderen Autoren ebenfalls verschieden gedeutet.

Bentham[3]) vermutet, daß es durch Zusammenwachsen von 3 Blättchen entstanden sei, deren Ränder an der Verwachsungsstelle zu »dorsalen Flügeln« auswachsen. Andere Autoren bezeichnen das Tragblatt fälschlich als »involucrum diphyllum«; Dammer hält es für 2 zusammengewachsene Vorblätter; Baillon spricht fälschlich von einem »involucrum gamophyllum«. Gegen Dammers Annahme spricht die Stellung der Tragblätter; auch könnte man sich dann die Gipfelinflorescenz nicht erklären, noch weniger, wenn

---

1) Wydler, Über die symmetr. Verzweigungsweise dichotomer Inflor. Flora 1851, p. 423 und Morphologische Mitteilungen. Flora 1859, p. 24.

2) Eichler, Blütendiagramme II, p. 77.

3) Bentham in DC. Prodr. XIV, p. 27.

man annehmen würde, daß das Tragblatt aus 3 Blättchen entstanden sei. Vielmehr ist das Tragblatt einheitlich, was auch aus seinem Verhalten im jugendlichen Zustande hervorgeht; auch Wydler hält sie für Tragblätter der Blüten.

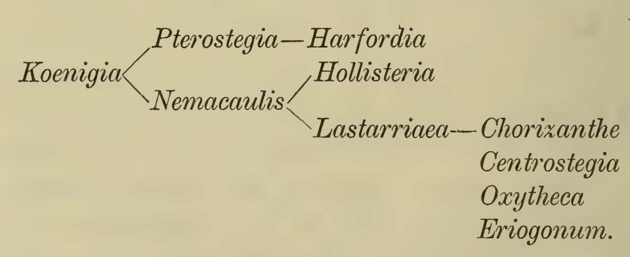
Sowohl bei *Harfordia* als auch bei *Pterostegia* wächst das Tragblatt auf dem Rücken zu zwei blasenartigen Luftsäcken aus, die der Verbreitung der Samen durch den Wind dienen.

Was den Aufbau der Gesamtinflorescenz anbetrifft, so ist schon gesagt worden, daß er dichasial ist. Die relativen Hauptachsen werden von 2 Blüten (seltener nur 1) abgeschlossen; aus dem einen Tragblatt erfolgt Förderung, während die Auszweigungen aus dem anderen immer mehr gemindert werden, so daß Sympodien entstehen. Bei *Harfordia macroptera* sind die Achsen an der Insertionsstelle der Tragblätter knotig verdickt. Die Tragblätter sind bei dieser Art schmal länglich-lanzettlich und am Grunde etwas scheidig und mit einander verwachsen; bei *H. fruticosa* sind sie ± verkehrt eiförmig. Während bei *Harfordia* die Scheinachsen verholzen und daher aufrecht sind, liegen die langen schwachen Scheinachsen der einjährigen *Pterostegia* am Boden nieder.

Zusammenfassung.

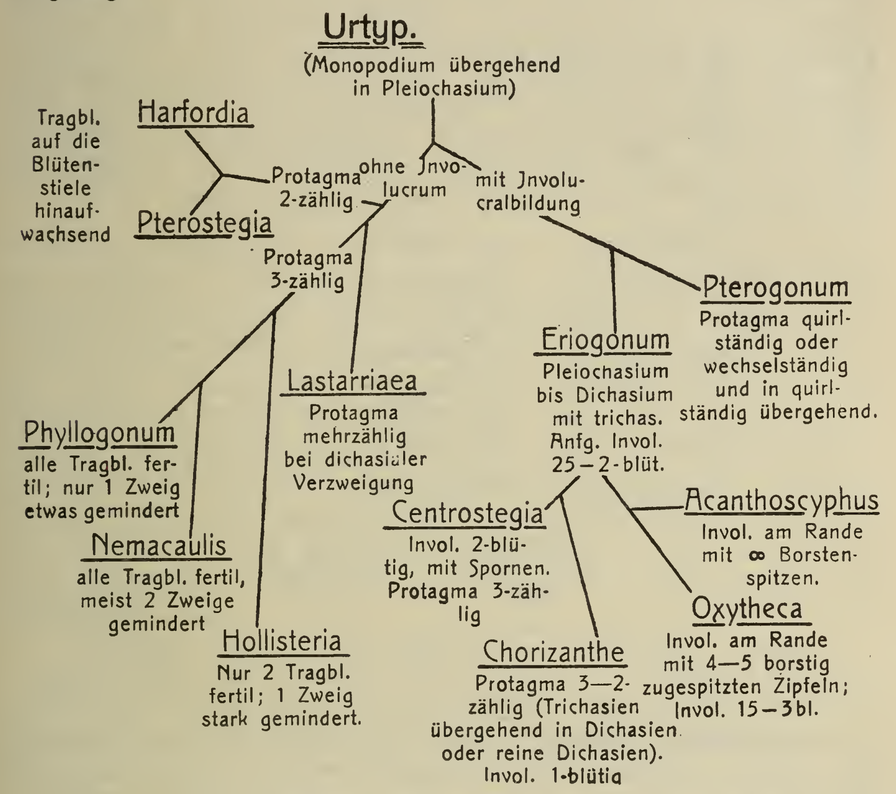
Nach den Inflorescenzen bilden die Eriogonoideen eine gut umschriebene Gruppe, wie schon die diagrammatischen Verhältnisse eine solche Zusammengehörigkeit erwarten ließen. Alle diese Inflorescenzen lassen sich auf einen gemeinsamen Urtypus zurückführen, von dem aus die Entwicklung nach 2 Richtungen hin erfolgte: 1. ohne Involukralbildung, 2. mit Involukralbildung; bei der Entwicklung ist die Reduktion und daneben auch Förderung der Hauptfaktor. In welcher Weise man sich diese phylogenetische Entwicklung zu denken hat, zeigt die folgende Tabelle.

Nach Dammer ist die phylogenetische Entwicklungsreihe obiger Gattungen folgende:



Dieser Versuch einer phylogenetischen Verbindung ist schon deswegen verfehlt, weil Dammer als Ausgangspunkt der ganzen Reihe *Koenigia* annimmt, die überhaupt nicht zu den Eriogonoideen gehört, wie später gezeigt werden wird. *Koenigia* gehört vielmehr zu den Polygoneen und zwar neben *Persicaria*, wie es schon Maximowicz und Hooker fil. erkannt haben, die *Koenigia* sogar mit *Polygonum* vereinigen wollen. Damit fällt

Dammers Entwicklungsreihe auseinander, die weiter auch deswegen unmöglich ist, da sie im großen und ganzen vom scheinbar Einfachen zum Komplizierten, vom Abgeleiteten zum Ursprünglicheren geht und daher z. B. *Eriogonum* mit Endblüte nicht von *Chorizanthe* ohne Endblüte ableiten kann; vollends z. B. *Chorizanthe* an *Lastarriaea* anschließen zu wollen, bloß weil sie mit letzterer Habitus und Areal gemeinsam hat, ist mehr als gewagt.



2. Protagma wechselständig.

Alle übrigen Polygonaceen sind durch wechselständiges Protagma ausgezeichnet; nur das Protagma der Partialinflorescenz ist gegenständig. Die Inflorescenzen aller hierher gehörigen Polygonaceen (Polygonoideen und Coccoloboideen) leiten sich also von Thyrsen ab, wenn man darunter aus Dichasien oder Monochasien (hier mit sehr stark verkürzten Achsen) zusammengesetzte traubenförmige Inflorescenzen (Polychasien) versteht[1]. Daß die Inflorescenzen hier stets determiert sind, ist anzunehmen, da bei *Rheum* und *Emex* gelegentlich deutliche Endblüten nachweisbar waren; diese treten

1) Radlkofer, Gliederung d. Sapindaceen. Sitz.-Ber. math.-phys. Klasse k. bayr. Acad. Wiss. München. Bd. XX (1890). p. 179 ff.

jedenfalls nur ganz ausnahmsweise an den einzelnen Inflorescenzen auf, da die letzten Blüten an den Achsenenden fast stets unentwickelt bleiben.

a. **Inflorescenzen der Polygonoideen.**

α. Rumiceae.

Bei allen Rumiceen ist nur 1 Vorblatt (β) entwickelt oder es sind beide unterdrückt; es sind kleine lanzettliche hinfällige Blättchen und daher meistens nur an frischem Material zu finden. Von *Rumex pulcher* L. gibt Payer[1]) an, daß die Vorblätter an den unteren Blüten fehlen, an den oberen vorhanden sind; ich konnte diese Angabe noch nicht nachprüfen, doch dürfte sie richtig sein, da ja im Laufe der Entwicklung die Vorblätter abfallen; ein Abort, wie Payer annimmt, dürfte hier nicht vorliegen. Bei *Emex* sind auch von mir Vorblätter nicht gesehen worden.

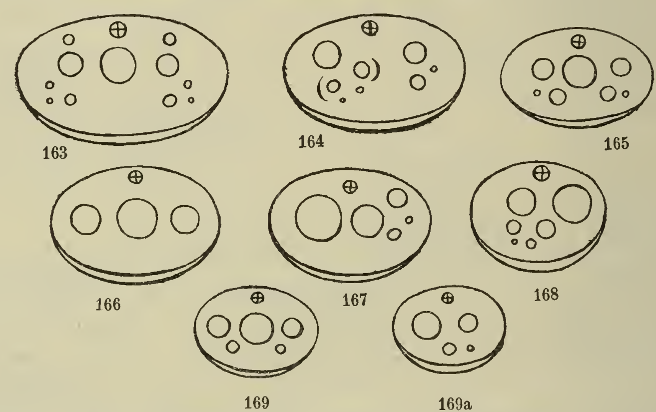


Abb. 33. Partialinflorescenzen von *Rumex*: Fig. 163. *Rumex obtusifolius*, 164—166. *R. Gmelini*, 167. *R. tuberosus*, 168. *R. arifolius*, 169, 169a. *R. Lunaria*.

Die Gattungen *Rumex* (Fig. 163—170), *Rheum* und *Oxyria* stimmen darin überein, daß ihre Inflorescenzen zusammengesetzte Thyrsen sind. Die Inflorescenzen sind terminal oder zugleich auch seitenständig. Die Tragblätter sind entweder laubartig ausgebildet, und zwar entweder nur im unteren Teil der Inflorescenz (*Rumex*, die meisten *Rheum*-Arten) oder durchweg laubblattartig (*Rheum nobile* Hook.) oder brakteenartig. Oft treten seriale Beizweige in den Achseln der unteren Tragblätter auf (*Rheum*, *Rumex*); nicht selten geschieht es, daß das erste Tragblatt eines Zweiges an dessen Basis sitzt und aus seiner Achsel einen Zweig hervorbringt, der bei oberflächlicher Betrachtung als Serialzweig aus der Achsel des zugehörigen Tragblatts an der Hauptachse erscheint, ein Verhalten, das auch bei anderen Gattungen vorkommt (z. B. *Muehlenbeckia*).

Die Partialinflorescenzen sind im unteren Teile der Inflorescenz ge-

1) Payer l. c.

wöhnlich Dichasien mit Wickeltendenz, seltener Doppelwickeln oder Wickeln mit dichasischem Anfang; nach oben zu gehen sie in wenigerblütige Wickeln über. Die Zahl der Blüten ist sehr verschieden; wo sie sehr groß ist, (z. B. *Rumex verticillatus* L.) bilden die Blüten Scheinquirle; dadurch, daß die Achsen sehr stark verkürzt und die Blüten ± langgestielt sind und gewöhnlich ziemlich lange Pericladien besitzen, erhalten die Partialinflorescenzen ein büschelförmiges Aussehen.

Sehr kompliziert ist der Aufbau der Inflorescenz von *Emex*, die von Eichler[1]) genau beschrieben ist. Die Blüten sind diklin und treten schon am unteren Teile der Pflanze auf. Von ihrem Auftreten an wird der Wuchs gewöhnlich sympodial. An der Basis jedes Zweiges befindet sich ein Knäuel sitzender oder sehr kurz gestielter ♀ Blüten, 6—10. An den von den Achselsprossen übergipfelten und zur Seite geworfenen Endstücken der vorhergehenden Sprosse wiederholt sich dieselbe Verzweigung, oder es treten in den Achseln der wenigen (2—3) Laubblätter nur verkürzte Sprosse auf, so daß das betreffende Sproßende monopodial verzweigt ist; in den Achseln der Laubblätter sitzen wiederum Knäuel weiblicher Blüten. Beim letzten Blatt tritt an die Stelle eines (beblätterten) Sprosses eine Blüte und zwar stets eine ♂. Weiter nach dem Ende der Achse folgen dann noch einige ☿ Blütenknäuel (Dichasien), dann mehrere ♂ Dichasien, alle in der Achsel von brakteenartig ausgebildeten Tragblättern. Das Verhalten der Blüten an den Achsenenden legt eine Deutung der ♀ Blütenknäuel an den Grenzen der Sympodialglieder nahe. Diese Knäuel bestehen nämlich aus 2 Dichasien oder Wickeln, die zu beiden Seiten des Achselsprosses stehen.

β. Polygoneae.

Im Gegensatz zu den *Rumiceae* sind die *Polygoneae* (abgesehen von *Polygonella*, wo die Vorblätter undeutlich sind), durch den Besitz von 2 Vorblättern charakterisiert. Diese Vorblätter sind scheidenartig verbreitert und zu einem ♀ ochreaähnlichen Organ verwachsen. Die Zusammensetzung dieses Organs ergibt sich aus dem Verhalten der Laubblätter beim Übergang in die Hochblätter; dieser Übergang ist ein allmählicher, indem die Spreite mehr und mehr reduziert und der ligulare Anteil der Ochrea verkürzt wird; das Ergebnis beider Reduktionen ist ein im fertigen Zustande den Stengel ganz umfassendes Blättchen. Schließlich wird auch die Spreite bis auf ein ± deutliches Spitzchen reduziert. Danach handelt es sich im Blütenstande um 2 mit den Scheidenteilen verwachsene Hochblätter mit sehr stark reduzierter Spreite; besonders deutlich zeigt sich dieses bei *Oxygonum* (Fig. 170, 171).

Hier sieht man deutlich, daß es sich wirklich um 2 Vorblätter handelt, denn sie laufen hier in 2 kurze Spitzchen aus, die den Blattspreiten

1) Eichler, Blütendiagramme II. p. 76.

entsprechen. Bei *Polygonum*, *Fagopyrum*, *Persicaria* (Fig. 174, 175) und *Koenigia* sowie den übrigen Gattungen der *Polygoninae* sind diese beiden Spitzchen nicht vorhanden, auch die beiden sonst in sie tretenden Nerven sind meist schwer erkennbar; hier stellt das betreffende Organ meistens ein hyalines an einer Stelle des Randes ± stärker hervorgezogenes tütenförmiges Organ dar. Doch kann man auch hier nicht im Zweifel darüber sein, daß zwei zusammengewachsene Vorblätter vorliegen, da bei Arten derselben Gattung bisweilen die beiden Vorblätter als deutliche Zipfel erkennbar sind (z. B. *Persicaria peduncularis* [Wall.] und *P. strigosa* [R. Br.]). Gewöhnlich ist die β-seite stärker entwickelt. Wydler[1]) nimmt dagegen an, daß bei *Polygonum* (im alten Sinne) nur ein einziges Vorblatt vorhanden sei, und zwar β, das geschlossen scheidig sei; daß diese Annahme unrichtig ist, geht aus

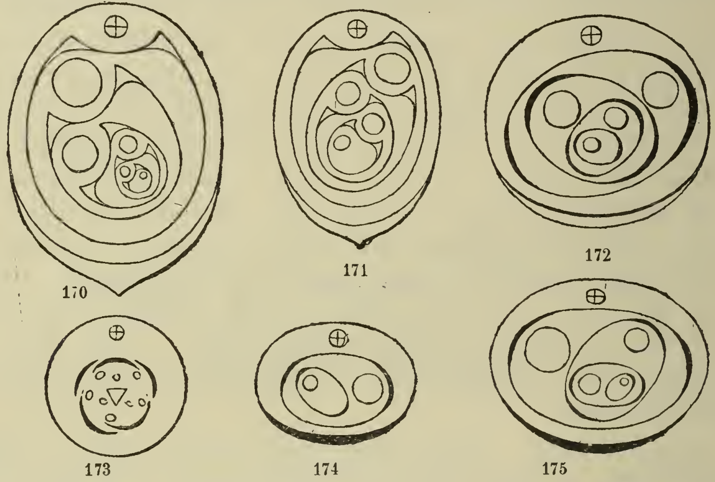


Abb. 34. Diagramme der Partialinflorescenzen von: Fig. 170. *Oxygonum alatum*, 171. *O. salicifolium*, 172. *Atraphaxis lanceolata*, 173. *Polygonella*, 174. *Persicaria alpina* (L.), 175. *P. pennsylvanica*.

dem oben gesagten hervor, außerdem hat Payer direkt die Entstehung aus 2 Primordien beobachten können.

Von den beiden Vorblättern ist stets eins steril, aus dem anderen findet Förderung statt, so daß Wickel entstehen; die Zahl der Blüten einer Wickel beträgt gewöhnlich 7—1. Während bei *Polygonum* Formen mit mehrblütigen Wickeln vorherrschen, sind bei *Atraphaxis* (Fig. 172) solche mit 2—1 Blüten häufiger. Bei *Polygonella* (Fig. 173) sind die Wickel 1-blütig oder richtiger gesagt bis auf 1 Blüte reduziert; die Vorblätter sind ebenfalls der Reduktion anheim gefallen.

Die Inflorescenz der *Polygoninae* besteht aus einfachen oder zusammengesetzten Wickeltrauben (*Thyrsi cincinnigeri* Radlk.); im einzelnen herrscht große Mannigfaltigkeit.

1) Wydler l. c. (1851) p. 422.

Das primärste Verhalten findet sich bei *Calligonum*, *Atraphaxis* Sect. *Tragopyrum* sowie bei *Polygonum*; hier stehen die Wickeln in den Achseln von Laubblättern oder mit anderen Worten die Tragblätter der lockeren Thyrsen sind laubartig. Schon bei *Atraphaxis* (Sect. *Euatraphaxis*) werden die Tragblätter brakteenartig, und die Wickeln rücken an Kurzzweigen zusammen, so daß erst jetzt eigentliche Blütenstände entstehen. Dasselbe gilt für *Polygonum*. *Persicaria* Sect. *Tovara* ist durch lange terminale und seitenständige Thyrsen mit brakteenartigen Tragblättern charakterisiert. Bei *Bistorta* rücken die Wickeln am Ende der einfachen Inflorescenzachse dicht zusammen. *Persicaria* Sect. *Eu-Persicaria* unterscheidet sich durch das Vorkommen terminaler und seitlicher Thyrsen. Sect. *Cephalophilon* Meisn. (emend.) ist dadurch ausgezeichnet, daß die Wickeln an den Enden der Stengel bezw. Zweige köpfchenartig gedrängt sind. Bei der Sect. *Aconogonon* sind die gewöhnlich zu rispenartigen Inflorescenzen vereinigten lockeren Thyrsen aus wenigblütigen Wickeln zusammengesetzt. *Fagopyrum* besitzt ebenfalls gewöhnlich zusammengesetzte Thyrsen, ebenso *Pleuropterus*. *Koenigia* stimmt mit *Persicaria* Sect. *Cephalophilon* völlig überein, was dafür spricht, daß *Koenigia* von einer Art dieser Sektion abstammt.

Oxygonum weicht von dem Typus *Polygonum* durch brakteenartige Ausbildung der Tragblätter ab.

Die Inflorescenz der Gattung *Polygonella* ist eine Rispe, die sich von einem mehrfach zusammengesetzten Thyrsus ableitet; bei einzelnen Arten (*P. americana* Small) ist nur eine endständige Rispe, bei anderen Arten (z. B. *P. polygama* (Vent.) A. Gray, *P. gracilis* Msn., *P. articulata* Meisn.) sind außerdem noch am Grunde beblätterte seitenständige Rispen vorhanden.

Am stärksten weichen vom Haupttypus die Inflorescenzen von *Pteropyrum* ab; hier stehen die wenigblütigen (2—3-blütigen) Wickeln dicht gedrängt an äußerst kurzen Kurztrieben in den Achseln von Tragblättern, die am Zweiggrunde laubblattartig gestaltet sind.

b. Inflorescenzen der Coccoloboideen.

Zwischen den Inflorescenzen der Coccoloboideen und der Polygonoideen besteht kein prinzipieller Unterschied. Auch hier handelt es sich um Kombinationen von Thyrsen und deren Modifikationen. Ob die Inflorescenzen determiniert sind oder nicht, ist wegen der schon früher erwähnten Umstände an Herbarmaterial — und solches nur stand mir von dieser Gruppe zur Verfügung — nicht festzustellen; das Verhalten von *Antigonon* und *Brunnichia*, deren Inflorescenzen, wenigstens diejenigen 2. Ordnung, stets in eine Ranke auslaufen, also nicht determiniert sind, zu verallgemeinern, dürfte nicht angebracht sein, da schließlich doch einmal statt der Ranke eine Endblüte auftreten könnte und die Verhältnisse an der Hauptachse nicht klar zu stellen sind. — Diese Unterfamilie ist ausgezeichnet durch

das Vorhandensein von stets 2 Vorblättern, die für gewöhnlich auch im fertigen Zustande leicht nachzuweisen sind. Davon sind bald beide fertil, bald eines steril; im ersten Falle setzt sich der Thyrsus aus Dichasien, im letzteren aus Monochasien zusammen. Nicht selten werden beide Vorblätter steril, so daß die Thyrsen zu Trauben werden.

α. Coccolobeae.

Diese Gruppe ist dadurch charakterisiert, daß 1 Vorblatt stets steril ist. Der Weg, den die Entwicklung der Inflorescenzen eingeschlagen hat, ist ganz derselbe wie bei den Polygoneen.

Muehlenbeckia kann als Ausgangspunkt betrachtet werden, da hier das primäre Verhalten noch oft zu konstatieren ist. Sect. *Andinia* Wedd. hat blattachselständige Wickeln (z. B. *M. axillaris* Walp., *M. vulcanica* Endl., *M. ephedroides* Hook., *M. Boliviana* H. Gross. n. sp. usw.). Bei den Sect. *Eumuehlenbeckia* und *Sarcogonum* findet eine Reduktion der Tragblätter der Wickeln statt, zugleich tritt stärkere Verzweigung der Stengel- und Zweigenden ein, so daß rispige Inflorescenzen entstehen, deren Zweige in den Achseln von Laubblättern stehen. Bei *M. Cunninghamii* F. v. M. treten öfters auch Serialsprosse auf. Die Wickeln sind hier 7—3-blütig (Fig. 176), werden aber bei manchen Arten (z. B. *M. ephedroides* Hook., *M. tamnifolia* Meisn., *M. axillaris* Walp. u. a.) bis auf 1—2 Blüten reduziert (Fig. 177), wieder bei anderen reichblütiger, so 20—23-blütig bei *M. Nummularia* H. Gross n. sp.

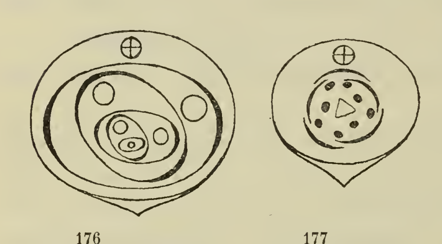


Abb. 35. Diagramm der Partialinflorescenzen von *Muehlenbeckia*: Fig. 176. *M. polybotrya*, 177. *M. ephedroides*.

Coccoloba schließt sich hinsichtlich der Inflorescenzen eng an *Muehlenbeckia* Sect. *Eumuehlenbeckia* an. Rispige Blütenstände unterscheiden die Sect. *Panniculata* Msn. von Sect. *Rhigia*, *Eucoccoloba* Lindau und *Campderia* Lindau, wo nur einfache oder ausnahmsweise am Grunde schwach verzweigte end- und seitenständige Thyrsen vorkommen. Bezüglich der Partialinflorescenzen gilt das über *Muehlenbeckia* Gesagte; Blüten mit sterilen Vorblättern kommen sehr häufig vor (z. B. *C. guianensis* Meisn., *C. excoriata* L. u. a.). Die Vorblätter sind in der Jugend zu einem die folgenden Blüten einhüllenden häutigen geschlossenen Sack verwachsen und reißen später median vorne auf. Die Tragblätter sind klein und brakteenartig.

Antigonon und *Brunnichia* stimmen im Bau der Inflorescenz völlig überein: beide Gattungen haben endständige Rispen aus Thyrsen und blattachselständige einfache Thyrsen; die Seitenachsen der Inflorescenz gehen nach meinen Beobachtungen stets in Ranken aus, während dieses bei der

Hauptachse nicht konstatiert wurde. Die Tragblätter der 3—5-blütigen Wickeln sind brakteenartig, die Achse scheidig umfassend; die obersten werden oft in Ranken umgewandelt. Die 2-Zahl der zusammengewachsenen Vorblätter ist leicht an den beiden ± langen Spitzen zu konstatieren, in die je 1 Nerv tritt.

Die den beiden vorigen nahe stehende Gattung *Podopterus* weicht im Bau der Infloresccnz dadurch erheblich ab, daß die wenigblütigen Wickeln mit brakteenartigen Tragblättern an stark gestauchten Kurztrieben stehen.

β. Triplarideae.

Auch diese Gruppe ist durch den Besitz von 2 verwachsenen Vorblättern ausgezeichnet, von denen gewöhnlich beide fertil sind. In der Konfiguration gleichen sie denen von *Coccoloba*, d. h. sie sind anfangs ganz zusammengewachsen, reißen aber schließlich vorne auf. Bei den diözischen Formen sind die Partialinflorescenzen beider Geschlechter gewöhnlich ungleich entwickelt.

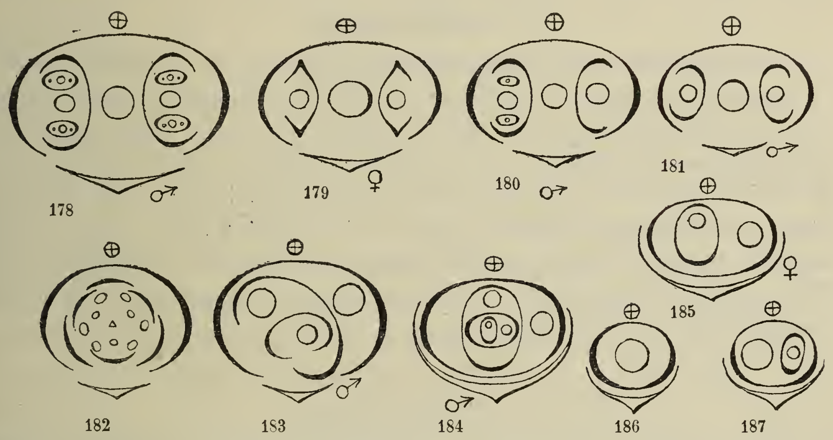


Abb. 36. Diagramme der Partialinflorescenzen von: Fig. 178, 179. *Symmeria*; 180—182. *Triplaris tomentosa*; 183. *T. brasiliana*; 184, 185. *Ruprechtia polystachya*; 186, 187. *Leptogonum*.

Letzteres ist besonders auffällig bei *Symmeria panniculata* Bth. (Fig. 178, 179): die weiblichen Dichasien sind meistens 3-blütig, die männlichen 7- und mehrblütig. Die Vorblätter erscheinen hier als einheitliche zugespitzt-eiförmige, am Grunde bauchige Blättchen, die mit dem Rücken nach der Abstammungsachse zugewandt sind. Die Thyrsen bilden end- und seitenständige rispige Inflorescenzen.

Die Inflorescenzen von *Triplaris* unterscheiden sich dadurch von denen der *Symmeria*, daß sie wenigblütigere Partialinflorescenzen besitzen; die weiblichen Partialinflorescenzen sind anscheinend stets 1-blütig. Gelegentlich (*T. brasiliana* Cham. (Fig. 183), kommen auch Wickeln bei den ♂

Blütenständen vor, die meist ziemlich reichblütig sind. Das Verhalten der Vorblätter ist dasselbe wie bei voriger Gattung.

Die Partialinflorescenzen von *Ruprechtia* sind, soweit ich sie untersuchen konnte, Wickeln, die ♂ meist 4—6-blütig, die ♀ 2—3-blütig (Fig. 184, 185).

Die Thyrsen von *Triplaris* und *Ruprechtia*, die einander sehr ähneln, sind end- und seitenständig, einfach oder, besonders bei letzterer, rispig zusammengesetzt.

Leptogonum (Fig. 186, 187) schließt sich hinsichtlich der Inflorescenz an die beiden letztgenannten Gattungen an. Die Vorblätter sind zunächst völlig verwachsen, nur 2 kleine Spitzchen sind meistens getrennt; später reißen die Vorblätter im Gegensatz zu *Triplaris* und *Symmeria* median hinten auf. Gewöhnlich ist die Partialinflorescenz 1-blütig; bei 2-blütigen bleibt die 2. Blüte meistens unentwickelt. Die schlanken herabhängenden kätzchenartigen Thyrsen sind einfach oder meist am Grunde mit 1—2 fast gleichlangen ebenso ausgebildeten Zweigen versehen.

Zusammenfassung.

Coccoloboideen und Polygonoideen stimmen im Bau der Inflorescenzen im wesentlichen überein; beide sind durch das wechselständige Protagma von den *Eriogonoideen* recht scharf unterschieden. Die Inflorescenzen der Eriogonoideen sind begrenzt; nach einzelnen Fällen zu urteilen sind es auch die der Polygonoideen, wo die Achse wenigstens befähigt ist, eine Terminalblüte hervorzubringen, wenn sie auch in den meisten Fällen nicht zur Entwicklung gelangt. Bei der großen Übereinstimmung der Polygonoideen mit den Coccoloboideen im Aufbau der Inflorescenzen darf man auch für letztere annehmen, daß die Hauptachse begrenzt ist.

II. Abschnitt.

Anatomie der Polygonaceen.

Die Literatur über die Anatomie der Polygonaceen ist eine sehr umfangreiche[1]), indessen handelt es sich fast nur um Mitteilungen von einzelnen Befunden, während bisher eine brauchbare systematisch-anatomische Bearbeitung noch fehlte. Die Arbeit von Perdrigeat[2]) kann hierauf keinen Anspruch erheben, da Verf. fast gar nicht die Sekretvorkommnisse und Behaarung berücksichtigt und die Strukturverhältnisse von Blatt und Achse zum großen Teil auch nur ungenügend untersucht hat. Wie ein Blick auf

1) Sehr vollständige Verzeichnisse bei Solereder, Syst. Anat. Dicotyl. 1899 p. 760—61 und Ergänzungsband (1908) p. 270.

2) Perdrigeat, Anat. comp. d. Polygonées et ses rapp. av. la morph. et la class. Thèse Bordeaux 1899.

seine Tabelle am Schluß der Arbeit lehrt, sind die für die systematische Anordnung von ihm gewählten Merkmale fast durchweg unbrauchbar; im einzelnen schließt sich der Verf. bezüglich der Verwandtschaftsgruppen sehr eng an Dammer an, sich dabei auf die anatomischen Befunde berufend, ohne jedoch eine sachliche Begründung dafür zu geben.

Wie Solereder richtig angibt, sind als Familiencharaktere der Mangel eines besonderen Spaltöffnungstypus, die einfachen Gefäßdurchbrechungen sowie die einfache Tüpfelung des Holzprosenchyms anzusehen.

a. Blattstruktur.

1. Spreite.

Der Blattbau ist bifacial mit fast ausnahmslos deutlicher Ausbildung von 2—4-schichtigem Palissadengewebe; zentrisch gebaut ist das Blatt von *Harfordia*, *Chorizanthe panniculata* Bth., *Eriogonum sphaerocephalum* Dougl., *Pteropyrum Olivieri* J. et Sp., *Polygonum*-Arten, *Muehlenbeckia ephedroides* Hook., *M. axillaris* Walp., *Triplaris surinamensis* Cham., *T. tomentosa* Wedd., *T. peruviana* Fisch. et Mey. usw., *Symmeria panniculata* Bth. u. a.

Die oberseitige Epidermis enthält öfters Zellen mit verschleimten Membranen; besonders kommt dieses bei ausgeprägt xerophilen Formen vor, z. B. *Polygonum equisetiforme* Sibth. et Sm., *P. stypticum* Cham. et Schl., *P. tubulosum* Boiss., *P. Englerianum* H. Gr. n. sp., *P. Paronychia* Cham. et Schl., *P. luzuloides* J. et Sp., *P. setosum* Jacq. u. a., *Atraphaxis buxifolia* J. et. Sp., *A. spinosa* L. u. a., ferner *Bistorta vulgaris* Hill., *Persicaria amphibia* (L.) Greene fr. *terrestris, P. Posumbu* (Ham.), *P. acris* (H. B. K.), *Eriogonum spergulinum* Gray, *Centrostegia leptoceras* Gray (wenig), *Oxytheca dendroidea* Nutt., *O. caryophylloides* Parry, *Polygonella*, *Brunnichia*, *Triplaris-* und *Coccoloba*-Arten u. a. Öfters kommt leichte Streifung der Cuticula vor (z. B. *Triplaris Purdiei* Meisn., *Polygonella americana* Small, *Rumex Patientia* L., *R. verticillatus* L., *R. maritimus* L., *R. vesicarius* L. u. a., *Rheum*-Arten, *Atraphaxis spinosa* L., *Muehlenbeckia sagittifolia* Meisn., *M. ephedroides* Hook. u. a.). Durch papillöse Epidermis sind ausgezeichnet *Oxygonum fruticosum* U. D., *Muehlenbeckia adpressa* Labill., weniger *Polygonum radicosum*, *P. tubulosum* Boiss., *P. Libani* Boiss., *P. paronychioides* C. A. Mey., *P. spinosum* H. Gr. n. sp., *P. dumosum* Boiss. u. a. Bei *Persicaria acris* (H. B. K.) und *P. Posumbu* (Ham.) finden sich in der Epidermis große rundliche Zellen mit verschleimter Innenmembran ziemlich tief in das Mesophyll eingesenkt; bei *P. acris* findet sich in ihnen nach Solereder[1]) meistens ein drusenartiger, doppelt-lichtbrechender Körper, der in HCl, H_2SO_4 und KOH löslich ist.

Bemerkenswert ist das Vorkommen von subepidermalen Sklerenchym-

1) Solereder, l. c., Ergänzungsbd. p. 268.

faserbündeln im Blatt von vielen *Polygonum*-Arten (*P. stypticum* Cham. et Schl., *P. equisetiforme* S. et Sm., *P. luzuloides* J. et Sp., *P. setosum* Jacq., *P. chilensis* (L.), *P. molliiforme* Boiss. u. a.). Verschiedene besonders xerophil ausgeprägte Formen von *Polygonum* (*P. equisetiforme* S. et Sm., *P. chilensis* L., *P. luzuloides* J. et Sp., *P. flagelliforme* Wedd., *P. striatum* Koch) sowie *Thysanella fimbriata* Gray bilden die mechanische Verstärkung des Blattes noch weiter durch randliche Sklerenchymfaserbündel aus.

Hypoderm kommt bei *Coccoloba*-Arten vor. Ein besonderer Spaltöffnungstyp fehlt; die Stomata sind von mehreren Zellen umgeben, die bei *Coccoloba* und *Triplaris* etwas von den übrigen Epidermiszellen abweichen; nur bei *Oxytheca* habe ich 2 zum Spalt parallel liegende Nebenzellen gefunden. Ebenso ist die Verteilung der Spaltöffnungen von keiner Bedeutung für die Systematik.

Bezüglich der Ausbildung des Mittelnervs herrschen erhebliche Differenzen. Während er bei *Pterostegia, Rumex* Sect. *Acetosa*, *Polygonum* (außer Sect. *Paronychia* H. Gr.), *Polygonella*, *Thysanella*, *Atraphaxis, Pteropyrum*, *Calligonum* und *Muehlenbeckia* Sect. *Andinia* beiderseits sehr wenig oder gar nicht hervortritt, ist dieses bei allen übrigen in meist sehr starkem Maße der Fall. Bei *Centrostegia* tritt der Mittelnerv auf Ober- und Unterseite gleich stark hervor, bei *Muehlenbeckia* (außer Sect. *Andinia*), *Coccoloba*, *Brunnichia*, *Antigonon*, *Triplaris* u. a. auf der Unterseite stärker, nur auf der Unterseite bei *Leptogonum domingense* Bth., *Persicaria* und *Rumex*-Arten, *Symmeria panniculata* Bth. (hier als hohe im Querschnitt quadratische Leiste hervortretend). *Brunnichia africana* Welw. und *Polygonum Paronychia* Cham. et Schl. stimmen darin überein, daß die Mittelrippe sich unten horizontal in eine flügelige Leiste verbreitert, die bei *Polygonum Paronychia* Cham. et Schl. an den Rändern gesägt ist.

Die Gefäßbündel sind entweder in Einzahl (Eriogonoideen, *Rumex* Sect. *Acetosa*, *Polygonella*, *Thysanella*, *Oxygonum*, *Atraphaxidinae*, *Pteropyrum*, *Polygonum*) oder in Mehrzahl (alle übrigen Gattungen) vorhanden. In letzterem Falle sind die Gefäßbündel isoliert oder seltener durch eine gemeinsame Sklerenchym- bzw. Collenchymscheide eingeschlossen.

Die mechanischen Verstärkungen der Gefäßbündel sind verschieden. Bei *Hollisteria*, *Nemacaulis*, *Eriogonum*, *Oxytheca*, *Oxygonum*, *Polygonum*, *Thysanella*, *Calligonum* finden sich außen Sklerenchymbeläge, bei *Brunnichia*, *Podopterus*, *Leptogonum*, *Coccoloba*, *Ruprechtia*, *Triplaris*, *Atraphaxis* beiderseits, wobei die äußeren zu einer die Gefäßbündel einschließenden Scheide zusammenfließen können (*Brunnichia* z. T., *Leptogonum*, *Coccoloba*, *Ruprechtia*). In manchen Fällen treten an die Stelle des Sklerenchyms Collenchymbeläge (*Rheum*, *Rumex*, *Emex*, *Oxyria*, *Persicaria*, *Bistorta*, *Fagopyrum*).

Gelegentlich (*Coccoloba*, *Ruprechtia*, *Triplaris*) setzen sich die farb-

losen Parenchymbeläge der Gefäßbündel der Nebennerven bis zur Epidermis der Ober- und Unterseite fort.

2. Blattstiel.

Der Blattstiel ist auf dem Querschnitt ± dorsiventral zusammengedrückt, flach (Eriogonoideen, *Polygonella*, *Thysanella*) oder ± rundlich, dementsprechend sind die Gefäßbündel in der ersten Gruppe in einem oben konkaven flachen Bogen angeordnet, während in der zweiten die Anordnung eine ringförmige oder unregelmäßige ist.

Die Zahl der Gefäßbündel schwankt von 3 (z. B. *Eriogonum*) bis 14 (*Triplaris peruviana* Fisch. et Mey.). Im einzelnen sind die Verhältnisse fast dieselben wie im Mittelnerv. Gewöhnlich enthält der Blattstiel bedeutende Mengen von Drusen und Einzelkristallen von Kalkoxalat (kolossal viel bei *Rheum* und *Brunnichia cirrhosa* Banks). Im Verein mit der Behaarung bietet die Anordnung der Gefäßbündel ein gutes Mittel, größere Gruppen von einander zu unterscheiden.

3. Ochrea.

Im Bau der Ochrea lassen sich 2 Haupttypen[1]) unterscheiden: 1. die Ochrea besitzt keine mechanischen Verstärkungen. 2. Die Ochrea besitzt mechanische Elemente. Zum ersten Typus gehören *Rumex Acetosa* L., *R. scutatus* L., *R. Patientia* L., *R. Acetosella* L., *Fagopyrum*, *Persicaria amphibia* (L.) Greene, *P. chinensis* (L.) H. Gr., *P. virginiana* (L.) H. Gr., *Coccoloba* (ob immer?), *Triplaris*, *Muehlenbeckia*. Chlorophyll kommt z. B. in der Ochrea von *Coccoloba* reichlich vor.

Zur zweiten Gruppe gehören *Polygonella*, *Calligonum*, *Atraphaxis*, *Polygonum*, *Bistorta*, *Persicaria divaricata* (L.) H. Gr., *P. Hydropiper* (L.), *P. polystachya* (Wall.), *Rheum*, *Rumex alpinus* L., *R. maritimus* L. Rücksichtlich der mechanischen Elemente lassen sich mehrere Typen unterscheiden:

Die Ochrea von *Persicaria divaricata* (L.)[2]) besitzt unter der oberen Epidermis mehrere stark collenchymatische Zellschichten, während die Zellen unter der unteren Epidermis parenchymatisch sind; die Gefäßbündel sind von einer Sklerenchymscheide umgeben.

Noch einfacher ist die Ochrea von *Rheum* gebaut, wo die Gefäßbündel in einem vollständig kollenchymatischen Grundgewebe eingelagert sind; außerdem sind die Epidermiszellen verdickt. Die Ochrea von *Rumex maritimus* L. und *R. alpinus* L. unterscheidet sich vom vorigen Typ nur durch nicht stark verdickte Epidermis.

Bei *Persicaria Hydropiper* (L.) liegen im kollenchymatisch verstärkten

---

1) Grevillius in Bot. Centralbl. 1887. II. p. 254 ff.

2) O. Schulz, Physiol. Anat. Nebenbl. Diss. (Flora 1888).

Grundgewebe einzelne Sklerenchymfasern; die Gefäßbündel besitzen an der Außenseite starke Sklerenchymbeläge.

Die Ochrea von *Polygonum* und *Thysanella* stimmt im großen und ganzen mit diesem Typus überein.

Einen weiteren Typus stellt *Bistorta* dar, wo Collenchym fehlt und durch im Parenchym eingelagerte Sklerenchymbündel ersetzt ist. An diesen Typus schließen sich *Polygonella, Calligonum* und *Thysanella* an, wo die Gefäße außen Sklerenchymbeläge zeigen.

Von größerem systematischen Werte ist der Bau der Ochrea wohl nicht.

b. Struktur der Achse.

Bezüglich der Epidermis gilt dasselbe, was vom Blatte gesagt wurde.

Subepidermal kommen häufig mechanische Elemente vor. Es sind dieses entweder Collenchymrippen bzw. isolierte Collenchymschichten (*Rumex scutatus* L., *R. roseus* L., *R. obtusifolius* L., *R. Gmelini* Turcz., *R. Patientia* L., *R. venosus* Pursh., *R. conglomeratus* Murr., *R. maximus* Schreb., *R. odontocarpus*, *R. crispus* L., *R. vesicarius* L. usw., *Oxygonum*, *Calligonum*, *Emex*) oder eine kontinuierliche Collenchymschicht, die oft ± in das Rindenparenchym übergeht (*Bistorta*, *Fagopyrum*, *Persicaria*, *Rumex sanguineus* L., *R. angustifolius* Campd., *R. chrysocarpus* Moris., *R. Britannica* L., *Oxyria*, *Rheum* u. a.). In anderen Fällen treten subepidermale Sklerenchymfaserstränge auf (*Polygonum stypticum* Cham. et Schl., *P. equisetiforme* Sibth. et Sm., *P. luzuloides* J. et Sp., *P. setosum* Jacq., *P. chilense* Koch, *P. molliiforme* Boiss., *P. spinosum* H. Gr., *P. dumosum* Boiss., *P. acerosum* Ledeb., *P. aviculare* L.).

Palissadenparenchym in der Rinde besitzen *Calligonum comosum* L'Hérit., *C. songaricum* Endl., *Chorizanthe*, *Lastarriaea chilensis*, *Oxytheca dendroidea* Nutt.

Eine Endodermis ist ± deutlich ausgebildet bei *Oxytheca*, *Pterostegia*, *Harfordia*, *Nemacaulis*, *Eriogonum*, *Rumex*, *Oxyria*, *Rheum*, *Oxygonum*, *Polygonum*-Arten, *Koenigia*, *Atraphaxis*, *Calligonum*, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Podopterus*, *Muehlenbeckia*, *Coccoloba*, *Triplaris*.

Der Perizykel[1]) ist in den oberirdischen Teilen außer bei *Polygonum Libani* Boiss. und *P. Englerianum* H. Gr. n. sp. stets sklerenchymatisch.

Am häufigsten stellt er einen ± breiten geschlossenen Faserring dar, der bisweilen gegen das Markstrahlgewebe nicht scharf abgegrenzt ist (z. B. *Bistorta vulgaris* Hill., *Hollisteria*, *Nemacaulis*, *Centrostegia*, *Eriogonum* z. T., *Persicaria* z. T., *Fagopyrum* u. a.). Der kontinuierliche sklerenchymatische Perizykel ist bezeichnend für alle Eriogonoideen, die meisten Coccoloboideen und von den Polygonoideen für die *Atraphaxidinae*, *Oxygonum*, *Persicaria*, *Fagopyrum*, *Bistorta*. Die Breite des Faserringes

1) Vgl. Solereder, Syst. Anat. d. Dikotylen, Erg.-Bd. p. 395.

schwankt beträchtlich: 1—2 Schichten bei *Lastarriaea*, ca. 12—15 Schichten bei *Antigonon*.

Gewöhnlich ist der Ring ganz gleichmäßig ausgebildet. Bei *Muehlenbeckia*, *Coccoloba*- und *Triplaris*-Arten ist er aber über den größeren Gefäßbündeln stärker ausgebildet. Hier schließt sich auch die radiäre Entwicklung der Faserbündel bei *Calligonum*- und *Coccoloba*-Arten an.

Wo sekundäres Dickenwachstum vorhanden ist, wird der Sklerenchymfaserring in einzelne Bündel zersprengt, zwischen die sich parenchymatisches Gewebe schiebt (*Atraphaxidinae*, *Coccoloba*, *Muehlenbeckia*, *Triplaris* u. a.).

Ein zweiter weniger verbreiteter Perizykeltypus enthält Sklerenchymfaserbündel, die durch parenchymatisches Gewebe getrennt werden (*Polygonella*, *Thysanella*, *Polygonum*, *Pleuropterus*, *Rumiceae*). Bei *Thysanella* wechseln schmale Sklerenchymfaserlagen mit breiten Bündeln ab, welche letztere eine Streifung des Stengels bedingen.

In diesem zweiten Falle handelt es sich um eine besonders deutlich ausgeprägte Torsionsfestigkeit[1]), die noch durch subepidermale Faserbündel (die meisten *Polygonum*-Arten) bedeutend erhöht werden kann.

Am seltensten ist der gemischte und kontinuierliche Sklerenchymring; er kommt vor bei einzelnen *Coccoloba*-Arten (z. B. *C. floribunda* Lindau nach SOLEREDER), *Leptogonum*, *Podopterus*.

Ein sogenannter parenchymatischer Perizykel ist von mir bei *Pleuropterus sachalinensis* (F. Schmidt) gefunden worden.

Der Kork entsteht nur bei *Harfordia macroptera* Greene et Parry, *Pteropyrum scoparium* J. et Sp., *Atraphaxis spinosa* L., *A. Billardieri* J. et Sp., *A. lanceolata* Bge., *A. variabilis* J. et Sp., *A. angustifolia* und *A. buxifolia* J. et Sp. im Perizykel, und zwar werden bei *Atraphaxis* nach PERDRIGEAT sukzessive bis 3 und mehr Phellogenschichten gebildet. In allen anderen Fällen erfolgt die Korkbildung subepidermal. Als Besonderheit wäre zu erwähnen, daß nach JÖNSSON[2]) bei *Calligonum* sp. und *Atraphaxis*-Arten Schleimkorkzellen vorkommen.

Das Rindenparenchym ist verschieden stark ausgebildet, am stärksten bei den meisten holzigen Arten; es enthält viele Drusen und Einzelkristalle sowie bei den Coccoloboideen Kristallsandzellen. *Triplaris* ist durch das Vorkommen von Steinzellen ausgezeichnet. Sehr auffällig ist *Triplaris* ferner dadurch, daß die Blattspurbündel relativ sehr tief unter der Blattinsertion in die Rinde treten, so daß sie den Anschein erwecken, als lägen hier rindenständige Gefäßbündel vor. Solche werden von AVETTA[3]) für *Antigonon* angegeben, doch habe ich diese niemals finden können.

---

1) HERMANN, Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebes bei *Setaria*. Diss. Halle. 1910.

2) JÖNSSON, Wüstenpflanzen, in Lunds. Univ. Årsskr. XXXVIII. 2 n. 6. 1902.

3) AVETTA, Anat. ed istol. della radice e del fusto dell' Antigonon leptopus. Ann. del R. Ist. Bot. di Roma III, 2 p. 148—156.

Die Gefäßbündel sind anfangs ± weit von einander entfernt, und erst durch das Dickenwachstum bzw. durch Verholzung des Markstrahlgewebes wird ein fester Zentralzylinder erzeugt.

In vielen Fällen (besonders *Rumex*, *Emex*, *Rheum*, *Oxyria*, *Eriogonum*-Arten wie *E. spergulinum* Gray, *Oxytheca*, *Brunnichia*, *Antigonon*, *Triplaris* u. a.) sind die Gefäßbündel verschieden groß, wobei gewöhnlich die größeren mit den kleineren abwechseln; außerdem treten öfters einzelne Gefäßbündel ± aus dem Gefäßbündelring heraus, so daß der Stengel kantig wird (*Rumiceae*, *Brunnichia*, *Antigonon*, *Triplaris*).

Die Gefäßbündeldurchbrechung ist einfach; die Tüpfel der Gefäßwand sind in Berührung mit Markstrahlparenchym gehöft.

Jahresringe wurden von mir bei *Chorizanthe panniculata* Bth. und *Eriogonum sphaerocephalum* Dougl. konstatiert.

Das Holzprosenchym ist stets einfach getüpfelt; bei *Triplaris, Ruprechtia*, *Muehlenbeckia* und *Coccoloba* kommt gefächertes Prosenchym vor.

Die Markstrahlen sind bei krautigen Arten gewöhnlich recht breit, bei holzigen 1—2-reihig; bei *Calligonum*- und *Atraphaxis*-Arten führen sie in auffällig großer Menge einen braunen gerbstoffartigen Inhalt.

Die Zellmembranen in der Perimedullarregion sind im Anschluß an die Gefäßbündel häufig ± stark sklerotisiert (*Lastarriaea*, *Harfordia*, *Chorizanthe*, *Oxytheca*, *Emex*, *Rumex*, *Oxyria*, *Rheum*, *Atraphaxidinae*, *Polygonum*, *Oxygonum*, *Podopterus*, *Coccoloba*, *Leptogonum*, *Triplaris*, *Ruprechtia*, *Symmeria*) oder im Anschluß an die primären Markstrahlen (*Pterostegia*, *Fagopyrum*, *Antigonon*, *Muehlenbeckia*, *Brunnichia*). Auffallend starke Verdickung der Membranen in der Perimedullarregion ist für *Coccoloba*, *Triplaris*, *Podopterus* und *Ruprechtia* bezeichnend.

Das Mark wird bei *Nemacaulis,* den *Atraphaxidinae, Leptogonum*, *Coccoloba*, *Symmeria*, *Podopterus*, *Triplaris* und *Ruprechtia* sklerotisch und persistiert; in anderen Fällen, wo es nicht sklerotisiert wird, entsteht häufig eine lysigene Markhöhle (*Eriogonum*-Arten, *Oxytheca*, *Polygonum*, *Bistorta, Persicaria*-Arten, *Fagopyrum*, *Pleuropterus*, *Rumiceae*, *Oxygonum*, *Antigonon*, *Brunnichia*, *Triplaris*). Bei vielen Arten enthält das Mark oft Stärke, Kristalldrusen und Gerbstoff, letzteren besonders in der Randzone (z. B. *Polygonum*, *Atraphaxidinae*).

Bei einer ganzen Anzahl von Arten kommt anomaler Stengelbau vor, doch ist dieser nicht einmal für eine einzelne Gattung konstant und daher ohne systematischen Wert.

Perizyklische Gefäßbündel sind zuerst von Perdrigeat bei *Rumex biformis* Lge. konstatiert, markständige Gefäßbündel kommen vor bei einer großen Anzahl von *Rumex*-Arten der Sect. *Lapathum* (*R. crispus* L., *R. longifolius* H.B.K., *R. maximus* Schreb., *R. Hydrolapathum* Huds., *R. Patientia*, L., *R. aquaticus* L, *R. conglomeratus* L., *R. pupureus* Lk., *R. orientalis* Bernh., *R. intermedius* DC., *R. domesticus* Hartm., *R.*

alpinus L., *R. odontocarpus*, aber nicht bei *R. obtusifolius* wie schon SAGET[1]) angibt), während bei Arten der Sect. *Acetosa* anomaler Stengelbau nicht konstatiert werden konnte; dieser findet sich ferner bei *Rheum* (*Rh. hybridum* Murr., *Rh. leucorrhizum* Pall., *Rh. undulatum* L., *Rh. Ribes* L., bei letzterer Art ganz kolossal ausgebildete Polystelie). Die anomalen Gefäßbündel sind meist kollateral und bezüglich ihrer Elemente verkehrt orientiert, doch sind auch konzentrische Bündel mit zentralem Phloem beobachtet.

Die Angabe von PETERSEN[2]) daß bei *Emex* intraxyläres Phloem vorkomme, erscheint mir unsicher, da ich bisher einen solchen Befund nicht konstatieren konnte.

Rindenständige Gefäßbündel sind bei *Calligonum comosum* l'Hérit. gefunden worden, bei anderen Arten (z. B. *C. Pallasia* l'Hérit., *C. tetrapterum* J. et Sp., *C. songaricum* Endl.), fehlen sie nach meinen Beobachtungen.

Schließlich sind noch die zuerst von SCHMIDT[3]) bei *Persicaria*- und *Fagopyrum*-Arten konstatierten Phloem-Gruppen zu erwähnen, die zwischen den Siebteilen sekundär entstehen und in Knoten sich an die Gefäßbündel anschließen, daselbst ein stärkeres Dickenwachstum bedingend. Solche sekundäre Phloem-Gruppen habe ich auch bei *Emex* beobachtet.

c. Trichome.

1. Deckhaare.

Papillenförmige Trichome und Stifthaare kommen seltener vor: *Rumex*, *Rheum* (*Rh. crispum*, *Rh. hybridum* Murr, *Rh. australe* Don), *Oxygonum fruticosum* Dammer, *Polygonum dumosum* Boiss., *P. Libani* Boiss., *P. spinosum* H. Gr. n. sp., *P. Mezianum* H. Gr. n. sp., *P. tubulosum* Boiss. *P. polycnemoides* J. et Sp., *P. salicornioides* J. et Sp. u. a., *Fagopyrum*, *Muehlenbeckia adpressa* Meisn., *Coccoloba*-Arten. Blasen- oder perlenförmige Trichome kommen bei *Oxygonum alatum* Burch. vor.

Gewöhnlich sind die einzelligen Deckhaare lang, die Wandung ± dick. Solche Deckhaare finden sich bei allen Eriogonoideen, unter den Polygonoideen finden sie sich nur bei *Persicaria* Sect. *Eupersicaria* H. Gr., bei den Coccoloboideen fehlen sie.

In allen anderen Fällen sind die Deckhaare mehrzellig, wovon mehrere Typen zu unterscheiden sind. Einzellreihige Deckhaare kommen vor bei: *Pleuropterus*, *Fagopyrum* (bisweilen), *Antigonon*, *Podopterus*, *Brunnichia*, *Leptogonum*, *Triplaris*, *Ruprechtia*, *Coccoloba*, *Symmeria*.

---

1) SAGET, Et. anat. d. *Rumex crispus* et *obtusifolius* etc. Thèse Montpellier 1903.
2) PETERSEN, Bicollaterale Gefäßbündel. Engler, Bot. Jahrb. III. 1882.
3) SCHMIDT, Anat. veget. Organe v. *Polygonum* u. *Fagopyrum*. Diss. Bonn 1879.

Einzellige Haare mit mehrzelliger Basis sind bezeichnend für Arten von *Persicaria* Sect. *Aconogonon*.

Mehrzellreihige Haare (Striegelhaare) kommen bei *Persicaria* Sect. *Eupersicaria* H. Gr., Sect. *Tovara* und Sect. *Cephalophilon* vor.

Büschelhaare wurden bei *Persicaria Weyrichii* (F. Schm.) sowie bei Arten der Sect. *Echinocaulon* konstatiert. Das Vorkommen von rückwärts gerichteten stachelförmigen Emergenzen charakterisiert *Persicaria* Sect. *Echinocaulon*.

Bemerkenswert ist die Verschiedenheit in der Behaarung bei Land- und Wasserformen von *Persicaria amphibia*[1]).

2. Drüsenhaare.

Die Drüsenhaare der Gattungen *Eriogonum* und *Oxytheca* bestehen aus einer Basalzelle, einer Halszelle und einem 2- bis mehrzelligen Köpfchen; ganz ähnliche Haare kommen auch bei *Antigonon* vor.

Sitzende Drüsen finden sich bei *Bistorta*, *Persicaria*-Arten, *Rumex scutatus* u. a., eingesenkte köpfchenförmige Drüsen speziell auf der Blattunterseite charakterisieren die Triplarideen.

Mehr oder weniger eingesenkte schildförmige Drüsen kommen bei Arten von *Coccoloba*, bei *Podopterus*, *Triplaris* und *Symmeria* vor, bei letzterer in großer Menge am Blütenstand. Sie besitzen einen aus 2 nebeneinanderliegenden Zellen bestehenden kurzen Stiel und einen ganzrandigen oder häufiger gezackten Schild.

Ähnliche flächenmäßig ausgebildete Drüsen (Zotten) kommen an jungen Blättern von *Rheum*, *Rumex*, *Persicaria*, *Polygonum*, *Fagopyrum* und *Bistorta* sowie *Brunnichia africana* Welw. vor, ferner auf der Innenfläche der *Ochrea* genannter Gattungen (außer *Brunnichia*) sowie von *Coccoloba* vor und bewirken eine starke schleimige oder gummöse Absonderung.

Drüsengebilde epidermalen Ursprungs sind schließlich die bekannten extrafloralen Nektarien[2]) von *Muehlenbeckia sagittifolia* Meisn., *Fagopyrum baldschuanicum* (Regel), *F. dumetorum* (L.), *F. convolvulus* (L.), *Pleuropterus cuspidatus* Turcz.; sie treten auf den Blattkissen als Vertiefungen auf, die mit kurz gestielten Schildhaaren mit meist quergeteilten Prismenzellen in dichtem Verbande besetzt sind.

d. Innere Sekretbehälter.

Von inneren Sekretbehältern sind schizogene Sekretlücken, die durchsichtige Punkte des Blattes hervorrufen, am verbreitetsten; sie sind bisher

---

1) Volkens in Jahrb. bot. Gart. Berlin. III (1884) p. 6—14.

E. Schmidt, Einige Beob. zur Anat. d. veget. Org. von *Polygonum* u. *Fagopyrum*. Diss. Bonn 1879.

Hildebrandt, Bot. Zeit. 1870, p. 20.

2) E. Schwendt, Zur Kenntn. d. extraflor. Nekt. Diss. Beih. Bot. Centralbl. XXII. 1. H., p. 249—53.

nur bei der Gattung *Persicaria* beobachtet (nur bei Sect. *Tovara* und *Aconogonon* noch nicht festgesellt).

Lange Gerbstoffschläuche sind zuerst von SCHMIDT[1]) im Stengel von *Persicaria amphibia* (L.) Greene, *P. Hydropiper* (L.), *P. lapathifolia* (L.), *P. orientalis* (L.), *P. tinctoria* (Lour.), *P. virginiana* (L.), *Fagopyrum tataricum* Gaertn., *F. esculentum* Moench, konstatiert worden.

In der Wurzelrinde von *Calligonum*-Arten kommen nach RINDOWSKY[2]) dünnwandige verzweigte Sekretzellen vor, die ein braunes gerbstoffhaltiges Gummiharz enthalten.

Gerbstoff kommt bei allen Polygonaceen vor, in kolossaler Menge bei den stark xerophil ausgeprägten Arten (viele *Polygonum*-Arten, *Atraphaxis*, *Calligonum, Muehlenbeckia ephedroides* Hook. u. a.).

e. Kalkoxalat.

Oxalsaurer Kalk findet sich bei allen Arten und zwar besonders im Blatt und massenhaft im Blattstiel, in der Stengelrinde, im Holzparenchym (*Coccoloba*) und im Mark. Er kommt gewöhnlich in Drusenform, doch daneben sehr häufig auch in Form von Einzelkristallen vor; bei den Coccoloboideen schließlich finden sich besonders in der Rinde Kristallsandzellen. Gelegentlich treten auch Sphaerite auf (Eriogonoideen und Polygonoideen; bei den Coccoloboideen bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen).

f. Zusammenfassung.

Wie aus dem Vorigen zu ersehen ist, ergibt sich auch aus den anatomischen Verhältnissen, daß die Polygonaceen eine eng geschlossene Familie darstellen, was besonders daraus hervorgeht, daß zwischen den einzelnen Gruppen und vielfach auch Gattungen die Unterschiede meist wenig bedeutsam sind. Eine einigermaßen befriedigende Einteilung der Familie nach anatomischen Merkmalen ist daher nur unter Berücksichtigung mehrerer Merkmale neben einander möglich.

I. **Eriogonoideae**: Gefäßbündel im Blattstiel stets in einem oben konkaven Bogen angeordnet; lange einzellige Deckhaare; Drusen, Sphaerite und Einzelkristalle. Innere Sekretbehälter fehlen. Perizykel kontinuierlich sklerenchymatisch.
   a. **Hollisterieae**: nur an der Unterseite der Blattstielstränge Sklerenchymbeläge.
   b. **Eriogoneae**: Blattstielstränge auf Ober- und Unterseite mit Sklerenchymbelägen.

II. **Polygonoideae**: Gefäßbündel im Blattstiel in einem Ring oder unregelmäßig angeordnet (sehr selten in einem flachen Bogen, dann

1) E. SCHMIDT, l. c. p. 27 ff.

2) RINDOWSKY, Histol. d. Gattung *Calligonum*, in Mitt. Univ. Kiew 1875 und Referat von BATALIN in Just Bot. Jahresber. 1875, p. 330.

aber keine langen einzelligen Haare); Deckhaare papillös, einzellig, ein- bis mehrzellreihig, Büschelhaare, Emergenzen. Drusen, Sphaerite, Einzelkristalle. Vielfach innere Sekretbehälter. Perizykel kontinuierlich oder unterbrochen sklerenchymatisch, sehr selten parenchymatisch.

a. **Rumiceae**: Perizykel unterbrochen sklerenchymatisch. Perimedullarregion mit verdickten Membranen. Haare (wenn vorhanden) Papillen oder Stifthaare. Vielfach markständige Gefäßbündel bezw. markständiges Phloem.

b. **Polygoneae**: Perizykel kontinuierlich oder unterbrochen sklerenchymatisch, sehr selten parenchymatisch. Papillen, Stifthaare, ein- bis mehrzellreihige Haare, Büschelhaare, Emergenzen, bisweilen Trichome fehlend. Niemals markständige Gefäßbündel.

1. **Atraphaxidinae**: Perizykel kontinuierlich sklerenchymatisch, später gesprengt. Mark und Perimedullarregion sklerotisch.
2. **Oxygoninae**: Perizykel unterbrochen sklerenchymatisch. Mark (wenigstens im Zentrum) nicht sklerotisch. Papillen oder Blasenhaare; oder Trichome fehlend. Rinde kaum breiter als die Epidermis.
3. **Polygoninae**: Perizykel kontinuierlich oder unterbrochen sklerenchymatisch. Mark wie vor. Außer Papillen lange ein- bis mehrzellige Haare, Emergenzen etc. Rinde deutlich breiter als Epidermis.

III. **Coccoloboideae**: Gefäßbündel in einem Ring oder unregelmäßig im Blattstiel angeordnet; Kristallsand neben Drusen und Einzelkristallen. Perizykel kontinuierlich sklerenchymatisch oder gemischt und kontinuierlich. Haare stets einzellreihig.

a. **Triplarideae**: am Blatt eingesenkte kopfige Drüsen.

b. **Coccolobeae**: eingesenkte scheibenförmige Drüsen oder gestielte köpfchenförmige Drüsen.

III. Abschnitt.

Verwandtschaftsverhältnisse.

1. Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie und Gliederung der Polygonaceen.

Nach den morphologischen und anatomischen Merkmalen kann man gar nicht im Zweifel über die Zusammengehörigkeit der einzelnen Gattungen zu bestimmten Verwandtschaftskreisen sein.

Die 1. Gruppe oder Unterfamilie bilden Formen, die durch das quirlständige Protagma, das Fehlen einer Ochrea, durch das nicht zerklüftete Nährgewebe, die langen 1-zelligen Deckhaare, die im Blattstiel in einem

flachen Bogen angeordneten Gefäßbündel ausgezeichnet sind (**Eriogonoideae**).

Eine zweite Gruppe wird von den Gattungen gebildet, die durch gegenständiges Protagma, durch den Besitz einer Ochrea, durch das nicht zerklüftete Nährgewebe, durch meist 1- bis mehrzellige Deckhaare und die meistens in einem Kreise oder unregelmäßig im Blattstiel angeordneten Gefäßbündel charakterisiert sind (**Polygonoideae**).

Eine dritte Gruppe bilden Formen mit typischer öfters stark reduzierter, sehr selten (*Symmeria*) ganz fehlender Ochrea, mit wechselständigem Protagma, zerklüftetem Nährgewebe (mit Ausnahme einiger *Muehlenbeckia*-Arten), mit 1-zellreihigen Deckhaaren und ringförmig oder unregelmäßig angeordneten Blattstielbündeln sowie mit Kristallsand in der Rinde (**Coccoloboideae**).

Es ist schon betont worden, daß der systematische Charakter der Familie ein streng geschlossener ist. Daher ist gar nicht daran zu denken, eine Aufteilung in 3 Familien vorzunehmen, wie sie Dammer[1]) in Erwägung gezogen wissen will, indem er von seiner verfehlten Einteilung der Familie nach zyklischen und azyklischen Blüten ausgeht.

Da dieses Einteilungsprinzip, wie aus den diagrammatischen Erörterungen hervorgeht, nicht anwendbar ist, sind auch die Einwände Dammers gegen eine Trennung der *Rumiceae* von den *Eriogonoideae*, wie sie auch von Bentham[2]) vorgenommen wird, unberechtigt, die Inhaltsstoffe stimmen bei beiden Gruppen wohl überein, wie Dammer angibt, wenn es sich nur um Kalkoxalat handelt; dafür sprechen aber andere anatomische Befunde gegen eine Vereinigung.

Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der 3 Gruppen sollen im folgenden gesondert erörtert werden.

a. Eriogonoideae.

Zu dieser Unterfamilie, wie sie oben charakterisiert wurde, hat man vielfach mit Unrecht *Koenigia* gestellt [Bentham[3]), Baillon[4]), Dammer[5])], während Endlicher[6]), Lindley[7]), Meissner[8]), Hooker fil.[9]) u. a. ihre nahe Verwandtschaft mit *Polygonum* (im alten Sinne) richtig erkannt hatten. Nach dem wechselständigen Protagma und dem Besitze einer Ochrea kann sie nicht zu den *Eriogonoideae* gehören.

1) Dammer in Engler-Prantl l. c., p. 8 bezw. 9.
2) Bentham et Hooker, Genera III, 1. p. 90.
3) Bentham et Hooker, Genera III, l., p. 90.
4) Baillon, Hist. d. Pl. II., p. 396.
5) Dammer in Engler-Prantl l. c., p. 8 bezw. 9.
6) Endlicher, Genera, p. 306.
7) Lindley, Veget. Kingd., p 504.
8) Meissner, in D. C. Prodr. XIV., p. 82.
9) Hooker fil. Fl. Brit. Ind. V. p. 24.

Bekanntlich ist ein Teil der *Eriogonoideae* durch Involukralbildung ausgezeichnet, (*Eriogoneae*); da aber bei den *Hollisterieae* schwache Übergänge zur Involukralbildung vorkommen (*Hollisteria*), ist an der engen Zusammengehörigkeit beider Gruppen nicht zu zweifeln.

Der Urtyp, von dem sich die Eriogonoideen ableiten, dürfte eine Form sein, die in der Verzweigung *Pterogonum alatum* (Torr.) H. Gr. entspricht, aber noch kein Involukrum besitzt.

Aus diesem Urtypus entwickelten sich nach der einen Richtung unter Involukralbildung die *Eriogoneae*, nach der anderen ohne (deutliche) Involukralbildung die *Hollisterieae*.

Für die erste Reihe bilden, da die Entwicklung in der Hauptsache durch Reduktion erfolgte, wie sich aus dem Bau der Inflorescenzen ergab, *Pterogonum* und *Eriogonum* mit vielblütigem Involukrum den Ausgangspunkt. *Eriogonum*-Arten mit wenigblütigem Involukrum bilden den Übergang zur Gattung *Oxytheca*, die sich durch die stachelspitzigen Involukralzipfel von *Eriogonum* unterscheidet. Von *Oxytheca* leitet sich *Acanthoscyphus* Small ab, wo das Involukrum trichterförmig und vielnervig wurde. Neben *Oxytheca* bildete sich durch Reduktion der Blütenzahl im Involukrum auf 2 und durch Auftreten von Spornen am Involukrum *Centrostegia* aus. Von oder neben dieser Gattung leitet sich *Chorizanthe* ab, charakterisiert durch 1-blütige spornlose Involukren und vorherrschend dichasiale Verzweigung.

In der zweiten Reihe (*Hollisterieae*) bildet *Phyllogonum*, dadurch ausgezeichnet, daß alle 3 Tragblätter fertil sind und nur höchstens ein Zweig stark verkürzt ist, den Ausgangspunkt. Durch Verkürzung von 2 Trichasialzweigen entwickelte sich *Nemacaulis*, während sich *Hollisteria* unter Sterilwerden eines Tragblattes abzweigte. *Lastarriaea* entfernte sich schon früher von der Stammform durch Auftreten dichasialer Verzweigung, obwohl das Protagma 3—5-zählig blieb.

Ein Seitenzweig der *Hollisterieae* (die *Harfordiinae*) bildete sich nach Auftreten dichasialer Verzweigung und Hinaufwachsen der Tragblätter auf die Blütenstiele aus; die krautige *Pterostegia* dürfte hier von der halbstrauchigen *Harfordia* abzuleiten sein, obwohl *Harfordia* diklin ist.

b. Polygonoideae.

Den Urtyp dieser Unterfamilie stellt eine Form mit wechselständigem Protagma, mit Ochrea, trimerer Blüte mit dédoubliertem äußeren Staminalkreis und mit nicht ruminatem Nährgewebe dar. Von diesem Ausgangspunkte entwickelten sich nach der einen Richtung die *Rumiceae*, die direkte Fortsetzung des Urtyps bildend, nach der anderen die *Polygoneae* durch Entstehung der pseudopentameren Blüte.

In der ersten Reihe (*Rumiceae*) steht *Rheum* mit 2 Staminalkreisen dem Typus noch am nächsten. Neben *Rheum* entstand nach Abort des

inneren Staminalkreises und Auswachsen der inneren Tepalen (valvae) *Rumex*, durch Dimerwerden und pinselförmige Ausbildung der Narben sowie Ausbildung von Flügelkanten *Oxyria*. *Emex* dürfte nach dem postfloralen Verhalten des Perianths aus der Nähe von *Rumex* abzuleiten sein, von welcher Gattung jene durch die gleichmäßige Ausbildung aller Tepalen, die Verteilung der Blüten und den häufig sympodialen Wuchs verschieden ist.

Die zweite, durch pseudopentamere Blüten ausgezeichnete Reihe (*Polygoneae*) entwickelte sich nach drei Richtungen.

Die erste Gruppe umfaßt Sträucher, die nur durch anatomische Merkmale gut charakterisiert sind, (Mark sklerenchymatisch, Korkbildung öfters perizyklisch). Am tiefsten steht hier *Atraphaxis*, wo die Blüten an längeren Zweigen öfters noch blattachselständig vorkommen und die Frucht ein einfaches Achänium bleibt. Von *Atraphaxis* leitet sich *Pteropyrum* durch sehr starke Verkürzung der Blütenzweige und durch Ausbildung der Flügelkanten der Frucht ab; neben *Pteropyrum* ist *Calligonum* durch Tetramerwerden des Ovars und Auswachsen der Cristae entstanden, während die Verkürzung der Blütenzweige unterblieb.

In der zweiten Gruppe (*Oxygoninae*) entwickelte sich das Rezeptakulum sehr stark, wurde röhrenförmig und persistierte allein an der Frucht, an der es stark auswuchs. Die Ähnlichkeit mit *Emex* ist nur eine rein äußerliche und dürfte kaum auf nähere Verwandtschaft hindeuten. —

Die dritte Gruppe zeichnet sich durch stärkere Differenzierung der Inflorescenzen aus. Am primitivsten ist *Polygonum* mit vorherrschend blattachselständigen Partialinflorescenzen. *Thysanella* entwickelte sich hieraus durch »Anwachsen« der Zweige und wimperige Zähnelung der Tepalen. Eine Weiterbildung dieses Typs stellt *Polygonella* dar, wo die Zweige stärker anwachsen und die äußeren Tepalen oft zurückgeschlagen sind, während die inneren sich nach der Anthese vergrößern (ähnlich wie bei *Atraphaxis*).

Von *Polygonum* nahm noch eine zweite Entwicklungsreihe ihren Ausgang. End- und blattachselständige lockere Thyrsen charakterisieren *Fagopyrum*; in der Nähe dieser Gattung muß *Pleuropterus*, besonders durch die Narben verschieden, entstanden sein. Durch rispenartige Zusammenstellung lockerer Thyrsen entstand *Persicaria* Sect. *Aconogonon*; hieraus entwickelten sich höchstwahrscheinlich die übrigen Sektionen dieser Gattung, indem zugleich mit dem engeren Zusammenschluß der Wickeln, welcher Vorgang bis zur Bildung köpfchenförmiger Thyrsen führte (Sect. *Cephalophilon* und *Echinocaulon* zum Teil), eine Reduktion in der Anzahl der Thyrsen erfolgte. Eine weitere Parallelreihe führt zu *Bistorta*, wo die Reduktion der Thyrsen schließlich bis auf 1 vorgeschritten ist.

Aus vorstehendem ergibt sich schon, in welchem Verhältnis die früheren Sektionen der alten Gattung *Polygonum* L. zu einander stehen. Eine Be-

gründung für die generische Unterscheidung dieser Sektionen ergibt sich am besten aus einer übersichtlichen Zusammenstellung aller Unterscheidungsmerkmale der von mir nach Aufteilung von *Polygonum* L. angenommenen Gattungen.

1. **Polygonum** (Tourn.) Adans. emend.

Partialinflorescenzen am oberen (seltener auch unteren) Teile des Stengels und der Zweige, in der Achsel von Laubblättern oder seltener von brakteenartigen Tragblättern. Stamina 8—6, mit am Grunde verbreiterten Filamenten. Narben kopfig. Dreifurchenpollen. Blattstiele sehr kurz, gegliedert, sehr selten mit undeutlicher oder (sekundär) fehlender Artikulation. Ochrea zum größten Teil hyalin, ungewimpert. — Im Perizykel isolierte Sklerenchymfaserbündel, öfters auch in Stengel und Blatt subepidermale Faserbündel. Trichomgebilde fehlend oder papillenförmig. Drüsen fehlend.

Umfaßt die alten Sektionen *Tephis* Msn. und *Avicularia* Msn.

2. **Fagopyrum** (Tourn.) Moench.

Partialinflorescenzen am Ende des Stengels, sowie an besonderen oft ± verzweigten blattachselständigen Zweigen locker angeordnet, in den Achseln von brakteenartigen Tragblättern. Stamina 8, Filamente am Grunde nicht verbreitert. Narben kopfig oder kaum verdickt. Dreifurchenpollen. Blattstiele lang, nicht abgegliedert (Blätter herz- bzw. dreieckig-pfeilförmig). Ochreen dünnhäutig, wenignervig, ungewimpert, meist auf der dem Blatte gegenüber liegenden Seite ± lang vorgezogen. — Perizykel kontinuierlich sklerenchymatisch. Subepidermale Faserbündel fehlend. Trichome mäßig lang, papillenartig, einzellig oder seltener einzellreihig. Drüsen fehlend (außer in extrafloralen Nektarien).

Hierher gehören: *Polygonum* sect. *Tiniaria* Msn. ex p., *Fagopyrum* Gärtner.

3. **Pleuropterus** Turcz.

Partialinflorescenzen an rispig angeordneten blattachselständigen oder endständigen Zweigen, sonst wie vor. Perianthblätter auf dem Rücken geflügelt. Stamina 8 (bis 11), Filamente am Grunde nicht verbreitert. Narben flächenförmig (zungenförmig), ± gefranst. Dreifurchenpollen. Blattstiele lang, ungegliedert. Ochreen dünnhäutig, ungewimpert, hinfällig. — Perizykel mit isolierten Sklerenchymfaserbündeln bzw. parenchymatisch. Trichome, wenn vorhanden, 1-zellreihig.

Von der Sect. *Pleuropterus* Bth. et Hook. gebildet.

4. **Persicaria** (Tourn.) Greene emend.

Partialinflorescenzen in der Achsel von brakteenartigen Tragblättern, dichte walzenförmige oder kopfige, seltener rispenartig angeordnete Thyrsen bildend. Stamina 8—3, Filamente am Grunde nicht verbreitert. Poren-

pollen, sehr selten (Sect. *Aconogonon*) Dreifurchenpollen. Narben kopfig. Ochreen membranös oder krautig, röhrig, gestutzt, meist persistierend. Blattstiele nicht gegliedert, Blattrand meist rauh. — Im Perizykel ein meist wenige Zellen breiter, oft welliger Sklerenchymring. Trichome: 1-zellige Deckhaare, bisweilen auf mehrzelligem Höcker, 1- bis mehrzellreihige Haare, stachelartige Emergenzen, Büschelhaare. Häufige Außendrüsen oder innere Sekretbehälter im Blatt.

Umfaßt die alten Sektionen *Persicaria* Msn., *Amblygonon* Msn., *Cephalophilon* Msn., *Echinocaulon* Msn., *Tovara* Bth. et Hook., *Aconogonon* Msn. (von den vorigen besonders durch den Dreifurchenpollen verschieden).

5. **Bistorta** (Tourn.) Hill.

Partialinflorescenzen in terminalen oder seltener außerdem seitenständigen walzenförmigen Thyrsen, dicht gedrängt in den Achseln von brakteenartigen Tragblättern. Stamina 8, Filamente nicht verbreitert. Narben kopfig, Dreifurchenpollen. Blattstiele ungegliedert. Blattrand glatt. Starke Rhizome. — Perizykel kontinuierlich sklerenchymatisch, breit. Trichome 1-zellig, allermeist fehlend. Drüsen fehlend.

Stellt die alte Sect. *Bistorta* Msn. dar.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß die alte Gattung *Polygonum* L. ein Agglomerat heterogener Formenkreise darstellt und demgemäß trotz Meissner, Baillon, Bentham und den meisten neueren Autoren eine Aufteilung notwendig ist, schon wenn man nur in der Bewertung der Merkmale bei Umgrenzung der Gattungen konsequent bleiben will.

Ich glaube in der angegebenen Weise natürliche Formenkreise erhalten zu haben, zumal diese auch durch anatomische Merkmale gut geschieden sind.

Dagegen geht mir die Aufteilung der Gattung *Polygonum* L., wie sie Greene[1]) und nach ihm Small[2]) vornimmt, entschieden viel zu weit; Sect. *Duravia* von *Polygonum* zu trennen, ist wegen der Übergangsformen (z. B. *P. Bolanderi*) unberechtigt; das Gleiche gilt für die Trennung von *Persicaria* und *Echinocaulon*, die besonders im Perizykel, Pollen und Sekretvorkommen übereinstimmen. Ebensowenig erscheint mir Smalls Abtrennung der Sect. *Tovara* fast nur auf Grund der Tatsache, daß die Griffel persistieren, berechtigt zu sein.

c. **Coccoloboideae.**

Wie bei den Polygonoideen bildet auch hier eine Form mit trimerem Diagramm den Ausgangspunkt für die Entwickelung.

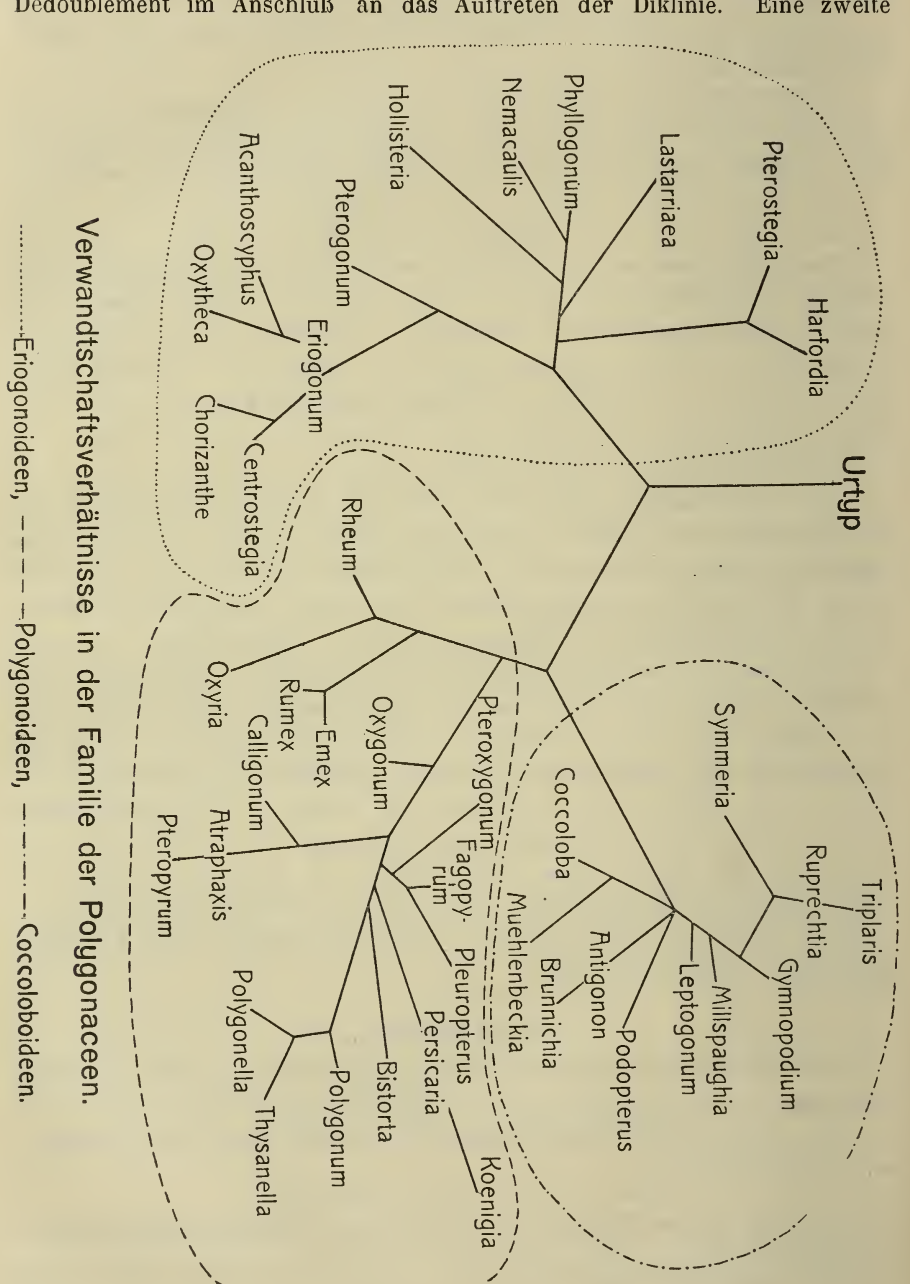
Dem Urtyp dürfte *Gymnopodium* bzw. *Millspaughia* mit ☿ Blüten am nächsten kommen.

---

1) Greene, Certain *Polygonaceous* Genera, Leaflets of Bot. Obs. and Crit. I. 1903 bis 1906, p. 17—50.

2) Small, Fl. Southeastern U. S. l. c.

Von *Gymnopodium* führt eine Reihe unter Auftreten von Diklinie über *Ruprechtia* und *Triplaris*, wo die äußeren Tepalen der weiblichen Blüte an der Frucht zu großen Flügeln auswachsen, zu *Symmeria*; das Vorkommen vieler Stamina bei letzterer Gattung erklärt sich wohl durch Dédoublement im Anschluß an das Auftreten der Diklinie. Eine zweite



Verwandtschaftsverhältnisse in der Familie der Polygonaceen.

........Eriogonoideen, — — — —Polygonoideen, —·—·—·Coccoloboideen.

Reihe führt unter Reduktion im Perianth und Andröceum sowie in der Partialinflorescenz zu *Leptogonum domingense* Bth.

In einer dritten Entwickelungsreihe, gleichfalls aus der Nähe von *Gymnopodium* und *Millspaughia* abgehend, bilden sich die *Coccolobeae*. Den Anschluß vermittelt offenbar *Antigonon*, welche Gattung in allem *Gymnopodium* und besonders *Millspaughia* ähnlich ist; aus *Antigonon* entstand *Brunnichia* mit geflügeltem Pericladium; parallel haben sich *Podopterus* (Funikulus sehr lang, Partialinflorescenzen an Kurztrieben usw.) und *Coccoloba* (Funikulus kurz, Partialinflorescenzen nicht an Kurztrieben) entwickelt. Aus der Nähe von *Antigonon* dürfte *Muehlenbeckia* abzuleiten sein, welche sich parallel zu *Coccoloba* in dieser Reihe am weitesten entwickelt hat (Auftreten von Diklinie). Daß bei einzelnen Arten das Nährgewebe nicht zerklüftet ist, dürfte eine sekundäre Erscheinung sein, da sie nicht allein bei den primitiveren Formen (Sekt. *Andinia*) auftritt.

Zur besseren Übersicht seien die Verwandtschaftsverhältnisse in einem stammbaumartigen Schema zum Ausdruck gebracht; hierzu möchte ich noch bemerken, daß bei dem zweifellos streng geschlossenen systematischen Charakter der Familie, wie er sich besonders im Grundplan der Blüte und im Ovarbau kund gibt, durchaus ein monophyletischer Ursprung anzunehmen ist.

Die Gliederung der Polygonaceen ist also, kurz zusammengefaßt, folgende:

I. Unterfamilie **Eriogonoideae:** Protagma quirlständig (sehr selten außerdem auch wechselständig). Ochrea fehlend. Blüten trimer. — Trichome: lange 1-zellige Deckhaare. Gefäßbündel im Blattstiel in einem Bogen angeordnet. Kristallsand fehlt.

a. **Hollisterieae:** Involukrum fehlend oder undeutlich.

α. *Hollisteriinae*: Protagma 3- bis mehrzählig; Tragblätter den Blütenstielen nicht aufgewachsen . . . . 1. *Phyllogonum* Coville.
2. *Nemacaulis* Nuttl.
3. *Hollisteria* Wats.
4. *Lastarriaea* Remy.

β. *Harfordiinae*: Protagma 2-zählig; Tragblätter den Blütenstielen aufgewachsen, an der Frucht mit 2 Windsäcken stark vergrößert . . . . 5. *Harfordia* Greene et Parry.
6. *Pterostegia* Fischer et Mey.

b. **Eriogoneae:** Involukrum deutlich . . . . . . 7. *Pterogonum* H. Gross.
8. *Eriogonum* Michx.
9. *Oxytheca* Nutt.
10. *Acanthoscyphus* Small.
11. *Centrostegia* A. Gray.
12. *Chorizanthe* R. Br.

II. Unterfamilie **Polygonoideae:** Protagma wechselständig. Ochrea stets vorhanden. Blüten trimer oder pseudopentamer. Nährgewebe nicht zerklüftet. — Papillenhaare, Blasenhaare, 1-zellige Deckhaare, 1- bis mehrzellige Haare und stachelartige Emergenzen. Gefäßbündel im Blattstiel fast stets in einem Ringe oder unregelmäßig angeordnet. Kristallsand fehlt.

a. **Rumiceae:** Blüten trimer oder durch Reduktion dimer (*Oxyria*). Nur ein Vorblatt vorhanden oder seltener stets beide fehlend. — Papillen oder Stifthaare, wenn Trichome vorhanden. Vielfach markständige Gefäßbündel bzw. intraxyläres Phloem . . . . 13. *Rheum* L.

14. *Oxyria* Hill.
15. *Rumex* L.
16. *Emex* Neck.

b. **Polygoneae:** Blüten pseudopentamer oder dimer, sehr selten ausnahmsweise trimer. Stets 2 mit einander verwachsene Vorblätter. — Papillenhaare, lange 1-zellige, 1- bis mehrzellige Deckhaare, Blasenhaare, Büschelhaare und stachelartige Emergenzen. Vielfach innere Sekretbehälter im Blatt. Intraxyläres Phloem stets fehlend.

α. *Oxygoninae*: Rezeptakulum an der Frucht anthocarpartig persistierend und auswachsend. — Rinde kaum breiter als Epidermis, Mark im Zentrum nicht sklerotisch. 17. *Oxygonum* Burch.

β. *Atraphaxidinae*: Sträucher. Mark sklerotisch . . . . 18. *Atraphaxis* L.

19. *Pteropyrum* J. et Sp.
20. *Calligonum* L.

γ. *Polygoninae*: Rezeptakulum nicht anthocarpartig, nicht auswachsend. Fast stets Kräuter oder Halbsträucher. — Außer Papillen lange 1- bis mehrzellige Deckhaare usw. Rinde breiter als Epidermis. Mark im Zentrum nicht sklerotisch . . . . . . 21. *Polygonum* (Tourn.) Adans. emend.

22. *Fagopyrum* (Tourn.) Mönch
23. *Pleuropterus* Turcz.
24. *Bistorta* (Tourn.) Hill.
25. *Persicaria* (Tourn.) Greene [emend.
26. *Koenigia* L.
27. *Pteroxygonum* Dammer et Diels.
28. *Thysanella* A. Gray.
29. *Polygonella* Mich.

III. Unterfamilie **Coccoloboideae:** Protagma wechselständig. Ochrea vorhanden (sehr selten ganz

fehlend), bisweilen stark reduziert. Blüten trimer oder pseudopentamer. Nährgewebe zerklüftet. — 1-zellreihige Deckhaare. Gefäßbündel im Blattstiel in einem Ring oder unregelmäßig angeordnet.

a. **Triplarideae**: Blüten trimer, oft ♀♂. — Am Blatt eingesenkte köpfchenförmige Drüsen.

α. *Gymnopodiinae*: Blüten stets ☿ . . . 30. *Gymnopodium* Rolfe.
31. *Millspaughia* Robins.
32. *Leptogonum* Bth.

β. *Triplaridinae*: Blüten ♀♂; diözisch . . . 33. *Ruprechtia* C. A. Mey.
34. *Triplaris* L.
35. *Symmeria* Bth.

b. **Coccolobeae**: Blüten pseudopentamer, bisweilen ♀♂ diözisch. — Am Blatt nur flächenmäßig ausgebildete eingesenkte Drüsen.

α. *Coccolobinae*: Funikulus kurz, Ovulum stets atrop . . . . 36. *Coccoloba* L.
37. *Muehlenbeckia* Msn.

β. *Antigoninae*: Funikulus lang, Ovulum wenigstens anfangs anatrop . . . . 38. *Podopterus* H. B. K.
39. *Antigonon* Endl.
40. *Brunnichia* Banks.

2. Verwandtschaftliche Beziehungen der Polygonaceen zu anderen Familien.

Einer Erörterung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Polygonaceen muß die Beantwortung der Frage nach ihrem phylogenetischen Alter vorausgehen.

Verschiedene Merkmale deuten auf große Ursprünglichkeit hin. Dahin gehört die Homoiochlamydie und der trimere Bauplan, den bereits Agardh[1]) für einen primitiveren, primären gehalten hat. Daß aber, wie Wettstein[2]) behauptet, bei den Polygonaceen »die Tendenz zur Bildung eines zweiwirteligen Perianths durch Verschiebungen im einwirteligen« hervortrete, ist nach den diagrammatischen Erörterungen vollkommen unrichtig; es sind ursprünglich stets 2 Perianthkreise vorhanden.

Demgegenüber ist zu betonen, daß allen Gattungen 1 basales Ovulum in einfächerigem pluri- (meist 2—3-) karpellaten Ovar zukommt, was zweifelsohne ein stark abgeleitetes Merkmal ist, aber wegen seiner Konstanz auf ein hohes phylogenetisches Alter deutet. An sich ist das Vorkommen eines terminalen Ovulums kein ursprünglicher Charakter, da es bei höher entwickelten Familien vereinzelt auftreten kann (z. B. bei *Paronychieae*[3]) unter den Caryophyllaceen, *Pistacia* unter den Terebinthaceen[4]).

---

1) Agardh, Theoria syst., p. LXI.
2) Wettstein, Handb. d. syst. Bot. II., p. 484 und p. 517.
3) H. Lüders, l. c., p. 32.
4) J. P. Lotsy, Vorträge üb. bot. Stammesgeschichte III 1, p. 949 (1911).

Für die weiteren Untersuchungen ist es von Wichtigkeit, die phylogenetische Entwickelung eines plurikarpellaten einfächerigen Ovars mit basalem Ovulum nach Möglichkeit festzustellen.

Die basale Plazentation mit einem terminalen Ovulum — ganz wie bei den Polygonaceen — in der Familie der Basellaceen ist von der basalen pluriovulaten Plazentation der Portulacaceen, bei denen zweifellos der Ursprung der Basellaceen zu suchen ist, abzuleiten, diese Plazentation wieder von der zentralwinkelständigen der Aizoaceen, die nach allen Merkmalen als die Vorfahren der Portulacaceen anzusehen sind.

Der Ovarbau der Piperaceen dürfte auf ein synkarpes Ovar mit parietaler Plazenta zurückzuführen sein, wie es sich bei *Houttuynia* unter den Saururaceen findet; wegen der großen Übereinstimmung der Piperaceen und Saururaceen in vielen Punkten (Apetalie, Trimerie wenigstens vorherrschend, Stipulargebilde, Öl, Inflorescenzen) ist, wie sie von Eichler, Engler, Wettstein, Hallier u. a. angenommen wird, eine Ableitung der ersteren von den primitiveren Saururaceen — es kommt hier bekanntlich noch Apokarpie vor — sehr wahrscheinlich, demnach dürfte die bezüglich des Piperaceenovars gemachte Annahme gerechtfertigt sein.

Schon aus diesen wenigen Beispielen erhellt, daß Formen mit einem basalen Ovulum in synkarpem Ovar durchaus nicht mit einander verwandt zu sein brauchen (z. B. Piperaceen und Basellaceen usw.).

Was zunächst die *Juglandales* betrifft, so ist eine phylogenetische Verbindung mit den Polygonaceen, mit denen sie — abgesehen von der Einzahl des Integumentes — das terminale Ovulum gemeinsam haben, schwerlich diskutierbar; gegen die Annahme genetischer Beziehungen spricht vor allem die Unterständigkeit des Ovars, während gleichzeitig zahlreiche andere Merkmale stark abgeleiteten Charakter tragen. Bei der von fast allen Autoren angenommenen nahen Verwandtschaft der Myricaceen, die bekanntlich ebenfalls ein terminales Ovulum besitzen, mit den Juglandaceen kann eine Verbindung der Polygonaceen mit den Myricaceen ebenso wenig angenommen werden, wenn bei diesen auch das (sehr stark reduzierte) Perigon peri- bis hypogyn ist, was sich aber wohl aus der starken Reduktion erklärt und, wie Eichler[1]) genauer ausführt, als kein bedeutsames Merkmal anzusprechen ist.

Eine Verwandtschaft der Polygonaceen mit den *Juglandales* und *Myricales* kann also m. E. nicht in Frage kommen; die Übereinstimmung in der Plazentation beruht nur auf Analogie.

Dieses gilt auch für die verschiedenen Berührungspunkte mit Centrospermenfamilien.

Aus den diagrammatischen Erörterungen ergibt sich, daß die typische Polygonaceenblüte 5-kreisig ist. Vor allem ist zu betonen, daß das Perianth

---

1) Eichler l. c. II, p. 42.

dizyklisch ist; die Annahme WETTSTEINS[1]), daß hier die Tendenz zur Bildung eines dizyklischen Perianths durch Verschiebungen im monozyklischen hervortrete, das Perianth also primär monozyklisch sei, ist, wie schon hervorgehoben, durchaus unrichtig.

Der pentazyklische Blütenbau schließt nun eine nähere Verwandtschaft mit den Centrospermen aus, da das typische Centrospermendiagramm nach den neueren in der Einleitung zitierten Untersuchungen stets 4-kreisig ist. Ich kann also vollkommen die Vermutungen FIEDLERS[2]) bestätigen.

An den Anfang der Centrospermenreihe, wie es z. B. EICHLER[3]) getan hat, kann man die Polygonaceen unmöglich stellen; zu den ursprünglichsten Centrospermen, den Aizoaceen, sind keinerlei genetische Beziehungen nachzuweisen; vor allem ist für obige Annahme der Blütenbau bereits zu stark abgeleitet. Schließlich ist das Nährgewebe der Polygonaceen Endosperm, das der Centrospermen, soweit bisher bekannt, Perisperm, doch ist auf diese Unterscheidung vorläufig noch nicht zu viel Gewicht zu legen. Wenn also die Polygonaceen in manchen Punkten Anklänge an die Centrospermen zeigen, so ist dieses jedenfalls nur durch Analogie oder Konvergenz zu erklären.

Dementsprechend erübrigt es sich, die in der Einleitung erwähnten Ansichten verschiedener Autoren bezüglich einer Verwandtschaft der Polygonaceen mit Centrospermenfamilien noch besonders zu widerlegen.

Wohl ist dieses aber notwendig, wenn man die Centrospermen im Sinne HALLIERS[4]) berücksichtigen muß.

Es kommen von diesen die Frankeniaceen, Tamaricaceen und Plumbaginaceen in Betracht. Die beiden ersten Familien können aber schon wegen der parietalen Plazentation nicht bei den Centrospermen untergebracht werden, wie auch EICHLER[5]) betont; auch besitzen sie heterochlamydëische pentazyklische Blüten, bei denen sich der Petalenkreis nicht wie bei den höheren Caryophyllaceen durch seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises erklären läßt.

HALLIER I gibt als Beweis für eine Verwandtschaft der Polygonaceen mit den Tamaricaceen an, daß bei beiden der Fruchtknoten meistens drei-

---

1) WETTSTEIN, Handb. l. c.. p. 484, 517.
2) FIEDLER l. c., p. 602.
3) EICHLER, Blütendiagramme II, p. 71.
4) HALLIER, I, Über die Verwandtschaftsverh. d. Tubifloren u. Ebenalen, den polyphylet. Ursprung d. Apetalen usw. Abh. Naturw. Ver. Hamburg XVI. 2. 1900.
—— II, Üb. d. Verwandtschaftsverh. b. ENGLERS Rosalen, Parietalen, Myrtifloren usw. Ibid. XVII. 1902.
—— III, Vorläuf. Entw. d. nat. Syst. d. Blütenpfl. Bull. Herb. Boiss. II. ser. 3. 1903.
—— IV, Neue Schlaglichter auf das nat. System d. Dikotylen. Gera 1905.
5) EICHLER, Blütendiagramme II. p. 241.

kantig (!!), von drei kurzen Narben — so aber doch nur bei *Symmeria*! — gekrönt und die Blütenhüllen annähernd kugelig seien (!!). Wenn auch eine Widerlegung einer solchen Beweisführung natürlich unnötig ist, möchte ich doch darauf hinweisen, daß eine Ableitung der Polygonaceenblüte von der heterochlamydeischen pentazyklisch-5-zähligen Tamaricaceenblüte nicht möglich ist, was auch bezüglich der Frankeniaceen gilt.

Was die Plumbaginaceen anbetrifft, die dritte von Hallier zu den Centrospermen gestellte Familie, so läßt sich die Zugehörigkeit zu dieser Reihe nicht ohne weiteres bestreiten. Zwar ist die Blüte der Plumbaginaceen heterochlamydeisch und tetrazyklisch — die stark hervortretende Sympetalie ist natürlich nur von untergeordneter Bedeutung —, aber es ist nur 1 Staminalkreis vorhanden, während für die Centrospermen 2 Staminalkreise und 1 Perianthkreis charakteristisch sind. Es dürfte aber schwerlich ein genetischer Zusammenhang mit den Primulaceen zu leugnen sein; denn von einer bloß zufälligen Ähnlichkeit ihrer Diagramme wie Hallier will, ist keine Rede, auch ist in Anbetracht der Reduktion der Ovula in einem 5-karpellaten Ovar bis auf 1 das Fehlen einer ausgesprochenen Plazenta wohl selbstverständlich und daher ein Grund, die Plumbaginaceen von den Primulaceen zu trennen, wie es Hallier tut, nicht vorhanden. Die Primulaceen sind aber, wie Fiedler[1]) zutreffend ausführt, mit den Centrospermen verwandt, da sie mit diesen in der Ovularstellung übereinstimmen und ihr Diagramm sich auf das 4-kreisige Normaldiagramm der Centrospermen in derselben Weise wie das der höheren Caryophyllaceen zurückführen läßt. Dasselbe gilt nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Barnéoud[2]) und Pfeffer[3]) auch für die Plumbaginaceen, für die auch Grisebach[4]) Entstehung der Korolle durch seriales Dédoublement des alternipetalen (also äußeren) Staminalkreises angenommen hat; im Gegensatz zu den Primulaceen fehlen indessen Rudimente des epitepalen Kreises gänzlich.

Da demnach der Blütenbau der Plumbaginaceen von dem der Polygonaceen grundverschieden ist, kann schwerlich von einer Verwandtschaft beider Familien, wie auch Pax[5]) hervorhebt, die Rede sein.

Mit Rücksicht darauf, daß mehrfach eine Verwandtschaft mit Nachdruck behauptet wurde, möchte ich aber auf die betreffenden Beweisführungen im einzelnen eingehen. Agardh[6]) führt als übereinstimmende

---

1) Fiedler, l. c. p. 600.

2) Barnéoud, Recherches sur le développement des fleurs des Plantaginées et des Plombaginées. Comptes rendus 1844. p. 262.

3) Pfeffer in Pringsh. Jahrb. VIII. p. 204.

4) Grisebach, Fl. West. Ind. p. 389.

5) Pax in Engler, Bot. Jahrb. VIII. Literaturber. p. 57 (Referat über die Arbeit von Maury); *Plumbaginaceae* in Engler-Prantl. Nat. Pfl.-Fam. IV. p. 121.

6) Agardh, l. c. p. 350.

Merkmale an: Habitus mancher Arten, bei *Statice monopetala* Ochrea und Gliederung des Stengels wie bei den Polygonaceen; die Scheide unter dem Köpfchen von *Armeria* scheine eine Ochrea eines Involukralblattes zu sein; in der Achsel der Brakteen mehrere Blüten, Perianth skariös, persistierend, die Frucht einschließend; Stellung der Stamina (wie bei den »*Koenigieae*«-*Hollisterieae*); basales Ovulum, hängend wie bei den *Brunnichieae;* Nährgewebe reichlich. Was zunächst die Scheide unter der Inflorescenz von *Armeria* betrifft, so ist diese durch Verwachsung spornartiger Fortsätze der untersten Deckblätter entstanden, was Maury[1]) auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat, so daß dieses Organ mit einer Ochrea nicht zu vergleichen ist. Die »Ochrea« von *Statice monopetala* ist eine geschlossene Scheide wie bei *Chorizanthe frankenioides*, also keine Ochrea. Die anderen Merkmale kommen für eine strenge Beweisführung nicht in Betracht.

Später wurde eine Verwandtschaft der Polygonaceen mit den Plumbaginaceen besonders von Maury[2]) auf Grund übereinstimmender Merkmale von ähnlichem Werte wie die von Agardh benutzten behauptet, welche Annahme von Pax[3]) bereits zutreffend widerlegt wurde. Besonderes Gewicht scheint Maury auf die habituelle Ähnlichkeit einzelner Spezies, auf die sukzessive Entstehung der Blütenteile, die Ovularverhältnisse und den anatomischen Bau zu legen. Bezüglich des letzteren Punktes ist zu sagen, daß die von Maury benutzten Merkmale hier gänzlich wertlos sind (Perizykel, Behaarung, Struktur des Blattstiels) umso mehr, als Maury an einer anderen Stelle sagt, daß man nach dem anatomischen Bau die Plumbaginaceen sogar mit Monocotylen vergleichen könne (!!!).

In derselben Weise geht Hallier I vor, das Hauptgewicht anscheinend auf habituelle Übereinstimmung legend; die Ähnlichkeit der Inflorescenzen von *Eriogonum flavum* Nutt. und *Armeria* einerseits, von *Statice* nebst *Plumbago* und *Chorizanthe* andererseits sind nur ganz oberflächliche, denn im ersten Fall liegt bei *Armeria* ein aus Wickeln zusammengesetztes Köpfchen, bei *Eriogonum flavum* ein verkürztes Pleiochasium vor, im zweiten bei *Plumbago* und *Statice* Inflorescenzen mit wechselständigem, bei *Chorizanthe* mit quirlständigem Protagma. Merkmale wie gerippte Stengel (!!), einfache Gefäßdurchbrechungen, einfach getüpfeltes Holzprosenchym, markständige Gefäßbündel, gelegentliches Fehlen der Markstrahlen kommen bei so vielen anderen Familien vor, daß man diese Merkmale nicht dazu benutzen kann, um verwandtschaftliche Beziehungen zu beweisen. Dagegen haben, wie Pax rügt, sämtliche Autoren den Umstand unbeachtet gelassen,

---

1) Maury, Ét. Org. et Distr. géogr. d. Plombaginées. Ann. Sci. nat. 7. sér. (1886) p. 70.

2) Maury, l. c. p. 96 ff.

3) Pax in Engler, Bot. Jahrb. VIII. p. 121.

daß die für die Plumbaginaceen charakteristischen Kalkdrüsen in der Epidermis den Polygonaceen fehlen.

Aus allem, speziell dem Blütenbau, ergibt sich, daß die Polygonaceen auch nicht entfernt mit den Plumbaginaceen verwandt sind; nur kann ich Pax[1]) nicht beipflichten, wenn er behauptet, daß die Ovula in beiden Familien so verschieden als nur möglich gebaut seien, denn m. E. ist der Unterschied nur der, daß der Funikulus bei den Plumbaginaceen stets fadenförmig und das Ovulum anatrop, bei den Polygonaceen dagegen der Funikulus $\pm$ dick und meistens kurz, das Ovulum fast stets atrop ist, das Ovulum von *Brunnichia* bildet aber zweifellos eine Zwischenform.

Ebenso wenig wie die Polygonaceen mit den Plumbaginaceen verwandt sind, können auch phylogenetische Beziehungen zu den Primulaceen und Myrsinaceen in Frage kommen, wie sie Baillon[2]) vermutet.

Auf Grund vielfacher Anklänge des Ovar- und Blütenbaues an den der Polygonaceen hat man häufig phylogenetische Beziehungen der *Urticales* zu jenen angenommen wie Eichler[3]) und Wettstein[4]), früher schon Lindley[5]). Außerdem stimmen beide Familien im Vorkommen von Ochreen bzw. geschlossenen Axillarstipeln überein, was aber nicht unbedingt für eine Verwandtschaft beider zu sprechen braucht, da derartige Stipulargebilde auch bei Magnoliaceen, Platanaceen sowie Piperaceen und Saururaceen vorkommen und eine Verwandtschaft z. B. der Magnoliaceen und *Urticales* sicher nicht anzunehmen ist.

Im Blütenbau der *Urticales* sind unzweifelhafte Anklänge an die Polygonaceenblüten vorhanden, da die häufig neben den dimeren vorkommenden 2+3-zähligen Blüten sich aller Wahrscheinlicheit nach von pentazyklisch-trimeren in entsprechender Weise ableiten wie die pseudopentamere Polygoneenblüte von der trimeren; da aber bei den *Urticales* der äußere Staminalkreis nicht dédoubliert, erklärt sich die epipetale Stellung der Stamina, wie sie auch bei vielen Euphorbiaceen (*Phyllantheae*, *Galearieae*, *Stenolobieae*) vorkommt. Daß diese Auffassung der *Urticales*blüte richtig ist, ergibt sich daraus, daß bei den Ulmaceen gelegentlich noch trimere Blüten (nach Eichler[6]) sehr selten auch Blüten mit 7—8-teiligem Perianth) auftreten.

Das Ovar ist bei den *Urticales* einfächerig, di- oder monomer; nur bei Ulmaceen tritt gelegentlich ein 2-fächeriges Ovar auf. Das Ovulum ist umgewendet und hängt vom Scheitel herab. Bei *Artocarpus* und *Ficus*[7]) sind die gelegentlich vorkommenden 2-fächerigen Ovare biovulat mit glei-

1) Pax, in Engler, Bot. Jahrb. VIII. p. 121.
2) Baillon, Hist. d. Pl. II. l. c.
3) Eichler, Blütendiagramme II. p. 71.
4) Wettstein, Handb. d. syst. Bot. II. p. 517, 863, 865.
5) Lindley, Veget. Kingd. p. 261, 262.
6) Eichler, Blütendiagramme II. p. 65.
7) Eichler, Blütendiagramme II. p. 65.

cher Insertion der Ovula wie bei den Ulmaceen. Bei anderen Moraceen rückt das in der Einzahl vorhandene Ovulum immer mehr nach dem Ovargrunde zu, bis es schließlich grundständig wird (Conocephaloideen), wo es dann nur wenig gekrümmt bzw. ganz atrop ist. Das Ovulum der Urticaceen ist stets ± grundständig und atrop, gewöhnlich aber durch einen nach oben verbreiterten Funikulus nahe am Grunde inseriert; dieses Verhalten beweist, daß sich die Plazentation der Urticaceen von der der Ulmaceen und Moraceen ableitet.

Hiernach kann man eine nähere Verwandtschaft der *Urticales* mit den Polygonaceen nicht gut annehmen, da bei letzteren, die viel weniger reduziert sind, das Ovulum stets basilär und (fast immer) atrop ist, bei den relativ sehr stark abgeleiteten *Urticales* aber noch ein (2-)fächeriges Ovar mit ursprünglich am Scheitel hängender (anatroper) Samenanlage vorkommt. Gegen eine nähere Verwandtschaft der betreffenden Familien sprechen auch die sehr erheblichen anatomischen Unterschiede: bei den Polygonaceen fehlen verkieselte oder verkalkte Zellwände, ungegliederte Milchröhren sowie Schleimbehälter.

Noch viel weniger kann eine Verwandtschaft mit den Opiliaceen und Olacaceen in Frage kommen, wie sie BAILLON[1]) vermutet, weil das in Einzahl vorkommende absteigende Ovulum von *Opilia* sehr dem von *Brunnichia* und *Leptogonum* gleiche. Bei *Opilia* ist aber eine Mittelsäule vorhanden, von der ein (—2) Ovulum herabhängt, während bei den Polygonaceen eine solche Mittelsäule fehlt. Außerdem besitzen *Opilia* und die Olaceen[2]) heterochlamydeische Blüten mit 4—5-zähligen Perianthkreisen sowie Ovula ohne Integumente und gewöhnlich wenigstens 2—5-fächerige Fruchtknoten. Nach allem erscheint mir die Annahme einer Verwandtschaft der Polygonaceen mit jenen Formen nicht begründet zu sein.

Es kommt außerhalb der Centrospermen noch eine Familie für die Ermittelung der phylogenetischen Beziehungen der Polygonaceen in Frage, nämlich die Piperaceen (nebst den Saururaceen). Mit den Polygonaceen stimmen sie in der Trimerie, im 1-fächerigen trimeren Ovar, dem basalen atropen Ovulum, den Stipulargebilden überein. *Piper* und *Saururus* besitzen Ochreen (mit sehr kurzem ligularem Anteil). Sie unterscheiden sich aber durch achlamydeische Blüten, das Nährgewebe (= Perisperm + Endosperm), lysigene Schleimgänge, leiterförmige Gefäßdurchbrechungen neben einfachen sowie durch das Vorkommen von Kristallnädelchen. Doch dürfte die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen gerechtfertigt sein.

Vorliegende Arbeit wurde unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. MEZ, durch dessen Bemühungen ich auch das Material zu meinen Untersuchungen erhielt, ausgeführt; es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle für die ständig

1) BAILLON, l. c. p. 383.

2) ENGLER, in ENGLER-PRANTL, Nat. Pfl.-Fam. III. 1. (1894) p. 231.

mir zuteil gewordene liebenswürdige Anregung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank abzustatten. Ebenso sage ich Herrn Prof. Dr. Abromeit für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse und die liebenswürdige Unterstützung besonders in Literaturangelegenheiten meinen wärmsten Dank.

Inhalt.
